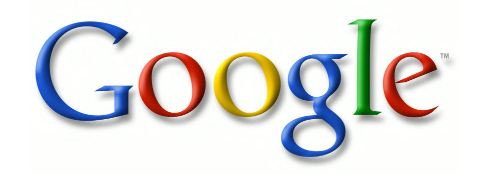
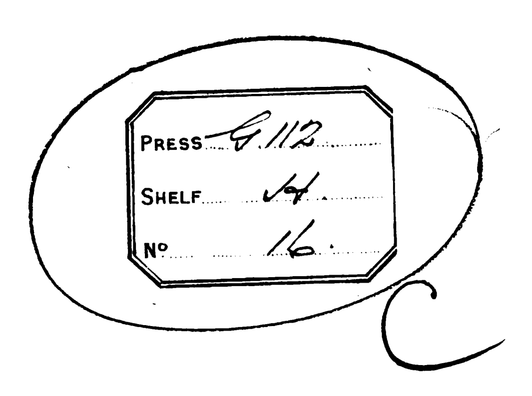



Google

Intracellulare pangenesis

Hugo de Vries




PRESS G.112
SHELF 4.
No 16.



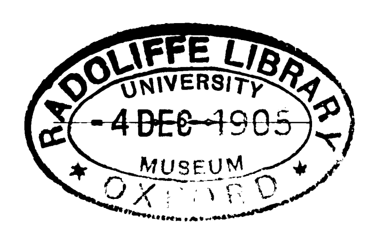
Intracellulare Pangenesis.

Von

Hugo de Vries,
ord. Prof. der Botanik an der Universität von Amsterdam.

An organic being is a microcosm, a little universe, formed of a host of self-propagating organisms, inconceivably minute and numerous as the stars in heaven.

Darwin, Pangenesis.



Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1889.

Seite

Abschnitt II. Panmeristische Zelltheilung.

Erstes Kapitel. Die Organisation der Protoplaste.

Zweites Kapitel. Historische und kritische Betrachtungen.

Drittes Kapitel. Die Autonomie der einzelnen Organe der Protoplaste.

Abschnitt III. Die Funktionen der Zellkerne.

Erstes Kapitel. Historische Einleitung.

Zweites Kapitel. Die Befruchtung.

Drittes Kapitel. Die Uebertragung der erblichen Eigenschaften aus den Kernen auf die übrigen Organe der Protoplaste.

Abschnitt IV. Die Hypothese der intracellularen Pangenesis.

Erstes Kapitel. Pangene in Kern und Cytoplasma.

Einleitung.

Im Jahre 1868 hat **Darwin**, im zweiten Bande seines berühmten Werkes The variation of animals and plants under domestication, die provisorische Hypothese der Pangenesis aufgestellt. Der Erörterung dieser Hypothese geht eine meisterhafte Uebersicht über die zu erklärenden Erscheinungen voran. Durch diese, so wie durch die klare Auffassung des ganzen Problems, hat dieser Abschnitt seines Buches die allgemeine Aufmerksamkeit auf sich gezogen. In fast allen Werken, welche allgemeine biologische Fragen berühren, finden wir ihn besprochen. Während aber der allgemeine Theil des Abschnittes bis jetzt die Grundlage für alle wissenschaftlichen Betrachtungen über die Natur der Erblichkeit geblieben ist, hat sich die Hypothese selbst einer so allgemeinen Anerkennung nicht erfreut.

Darwin geht davon aus (Variation II S. 369), dass allgemein angenommen werde, dass die Zellen sich durch Theilung vermehren und dass sie dabei im Wesentlichen dieselbe Natur behalten. Dieser Satz bildet für ihn die Grundlage der Erblichkeit. Aus ihm lassen sich aber nicht sämmtliche, von **Darwin** zusammengestellte Gruppen

von Erscheinungen erklären. Namentlich nicht die Wirkungen von Gebrauch und Nichtgebrauch, die direkte Einwirkung des männlichen Elementes auf das weibliche und die Eigenschaften derPropfhybride. Um diesen Erscheinungen Rechnung zu tragen, nimmt **Darwin** an, dass neben der Zelltheilung noch eine andere Art der Uebertragung erblicher Eigenschaften bestehe. Jede Einheit des Körpers gebe kleinste Theilchen ab, welche sich in den Keimzellen und Knospen ansammeln. Diese Theilchen seien die Träger der Eigenschaften derjenigen Zellen, von denen sie stammen, und bringen diese somit auf die Keimzellen und Knospen über.

In den Eizellen, Pollenkörnern, Spermazellen und Knospen seien somit die sämmtlichen erblichen Eigenschaften des Organismus durch kleinste Theilchen vertreten. Diese haben sie theils durch ihre Abstammung aus früheren Keimzellen, also auf direktem Wege, theils aber durch spätere Zufuhr aus den Zellen und Organen des Körpers erhalten. Diese kleinsten Theilchen sind nicht die chemischen Moleküle, sie sind viel grösser wie diese und eher mit den kleinsten bekannten Organismen zu vergleichen. **Darwin** giebt ihnen den Namen gemmules, Keimchen.

Die Annahme dieser Keimchen warf auf eine Reihe von bis dahin vollständig dunklen Thatsachen ein unerwartetes Licht. Und wenn man **Darwin**'s Auseinandersetzungen aufmerksam liest, so sieht man immer deutlicher ein, dass für ganze grosse Gruppen von Erscheinungen die Uebertragung der Keimchen bei der Zelltheilung, von der Mutterzelle auf ihre Tochterzellen, völlig ausreicht. Nur einzelne Gruppen von Thatsachen fordern daneben die Transport-Hypothese. Namentlich die Lehre von den latenten Eigenschaften und vom Atavismus wird durch **Dar-**

win's Hypothese aus ihrem früheren Dunkel hervorgerufen, und seine Besprechung dieses Gegenstandes (S. 368) zeigt klar, welche grosse Bedeutung er diesem Umstande beilegte. Sie fordert aber offenbar nur die Uebertragung der Keimchen bei der Zelltheilung, nicht den Transport aus den wachsenden und erwachsenen Organen nach den Keimzellen.

Mir hat es immer geschienen, dass die meisten Schriftsteller diese beiden Seiten der Hypothese nicht hinreichend auseinander gehalten haben, und dass ihre Einwürfe gegen die Annahme eines Transportes sie dazu verführt haben, die prinzipielle Bedeutung der Keimchenlehre zu übersehen.

Für mich besteht **Darwin**'s provisorische Hypothese der Pangenesis aus den beiden folgenden Sätzen:

1. In jeder Keimzelle (Eizelle, Pollenkorn, Knospe u. s. w.) sind die einzelnen erblichen Eigenschaften des ganzen Organismus durch bestimmte stoffliche Theilchen vertreten. Diese vermehren sich durch Theilung und gehen bei der Zelltheilung von der Mutterzelle auf ihre Töchter über.

2. Ausserdem werfen die sämmtlichen Zellen des Körpers zu verschiedenen Zeiten ihrer Entwickelung solche Theilchen ab; diese fliessen den Keimzellen zu und übertragen auf diese die ihnen etwa fehlenden Eigenschaften des Organismus (Transporthypothese).

Die zweite Annahme hatte auch für **Darwin** bei Pflanzen und Korallen nur eine beschränkte Tragweite, indem er einen Transport von Keimchen aus dem einen Aste in den andern nicht für möglich hielt. Auf die Arbeiterinnen der Ameisen und Bienen hatte sie keine Anwendung. Ebensowenig auf die von **Darwin** mehrfach besprochenen gefüllten Levkojen, welche ja selbst keine Staubfäden und Fruchtanlagen besitzen und deren Eigenschaften

somit durch die ungefüllten, fertilen Exemplare der Raçe von der einen Generation auf die andere übertragen werden müssen. Und die Thatsachen, für deren Erklärung die fragliche Annahme aufgestellt wurde, haben in den zwanzig Jahren seit dem Erscheinen des **Darwin**'schen Buches weder an Zahl noch an Sicherheit gewonnen.

Zweifel an ihrer Nothwendigkeit sind somit wohl erlaubt. Es ist ein Hauptverdienst **Weismann**'s, diese Zweifel wiederholt betont und die ziemlich allgemein angenommene Lehre von der Erblichkeit erworbener Eigenschaften erschüttert zu haben [1]).

Lässt man aber mit diesem Forscher die zweite Annahme fallen, so ist damit noch kein Grund gegeben, auch den andern Theil der Hypothese der Pangenesis anzuzweifeln. Im Gegentheil, es scheint mir, dass dadurch seine prinzipielle Bedeutung nur klarer zu Tage tritt. Auch sind überzeugende Einwände gegen diesen ersteren Satz bis jetzt nicht vorgebracht worden, und keine andere Hypothese über das Wesen der Erblichkeit trägt den Thatsachen in so einfacher und klarer Weise Rechnung als diese.

Dennoch haben die meisten Schriftsteller mit der Transporthypothese auch jene von den stofflichen Trägern der einzelnen erblichen Eigenschaften als von selbst widerlegt betrachtet und ihr kaum eine besondere Besprechung gewidmet. Leider hat dadurch **Darwin**'s Ansicht nicht diejenigen Früchte für die Entwickelung unseres Wissens

---

[1]) Die Bezeichnung „erworben“ ist nicht grade glücklich gewählt. Es handelt sich um die Frage: ob Eigenschaften, welche in somatischen Zellen entstanden sind, den Keimzellen mitgetheilt werden können. Diese Möglichkeit wird von **Weismann** abgewiesen. Man vergleiche den letzten Abschnitt des zweiten Theiles § 5.

getragen, welche ihr Urheber mit vollem Recht davon erwartet hatte.

Es soll nun im vorliegenden Aufsatz meine Aufgabe sein, den Grundgedanken der Pangenesis, abgeschieden von der Transporthypothese, auszuarbeiten und mit den neuen Thatsachen, welche die Lehre von der Befruchtung und die Anatomie der Zelle zu Tage gefördert haben, zu verbinden.

Als Richtschnur betrachte ich dabei den Gedanken, dass die Physiologie der Erblichkeit, und namentlich die Lehre von der Variabilität und dem Atavismus die zu erklärenden Erscheinungen anweisen, während die mikroskopische Erforschung der Zelltheilung und der Befruchtung uns das morphologische Substrat jener Vorgänge kennen lehren. Nicht die morphologischen Einzelheiten jener Vorgänge soll man zu erklären suchen, dazu ist unsere Kenntniss noch viel zu beschränkt. Aber im Einzelnen das stoffliche Substrat der physiologischen Prozesse aufzufinden, das sei, nach **Darwin**'s Vorgang, unsere Aufgabe!

Als wichtigstes Ergebniss der Zellenforschung der letzten Jahrzehnte betrachte ich den Satz, dass im Zellkern alle erblichen Anlagen des Organismus vertreten sein müssen. Ich werde zu zeigen versuchen, dass dieser Satz uns dazu führt, einen Transport von stofflichen Theilchen anzunehmen, welche Träger der einzelnen erblichen Eigenschaften sind. Jedoch nicht einen Transport durch den ganzen Organismus, oder auch nur von einer Zelle zur andern, sondern beschränkt in den Grenzen der einzelnen Zellen. Vom Kerne aus werden die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften den Organen des Protoplasten zugeführt. In den Kernen sind sie zumeist inaktiv, in den übrigen Organen der Protoplaste können sie aktiv werden.

Im Kerne sind alle Eigenschaften vertreten, im Protoplasma jeder Zelle nur eine beschränkte Zahl.

Die Hypothese wird somit zur intracellularen Pangenesis. Und die kleinsten Theilchen, welche je Eine erbliche Eigenschaft vertreten, werde ich, weil mit der Bezeichnung „Keimchen“ die Vorstellung eines Transportes durch den ganzen Organismus verbunden ist, mit einem neuen Namen belegen und Pangene nennen.

Erster Theil.

Pangenesis.

Abschnitt I.

Die gegenseitige Unabhängigkeit der erblichen Eigenschaften.

§ 1. Die Zusammensetzung der Artcharaktere aus den erblichen Eigenschaften.

Unter den vielen Vorzügen, welche der Descendenzlehre für die Erforschung der lebenden Natur eine so hervorragende Bedeutung verliehen haben, nimmt die Erschütterung des alten Artbegriffes einen wichtigen Platz ein. Früher betrachtete man jede Art als eine Einheit und die Gesammtheit ihrer Artmerkmale als ein einheitliches Bild. Und sogar die neuesten Theorien der Vererbung nehmen dieses Bild als eine der weiteren Zerlegung nicht bedürftige Grösse an.

Betrachtet man aber die Artcharaktere im Lichte der Abstammungslehre, so zeigt es sich bald, dass sie aus einzelnen, von einander mehr oder weniger unabhängigen Faktoren zusammengesetzt sind. Fast jeden dieser letzteren findet man bei zahlreichen Arten, und ihre wechselnde Gruppirung und Verbindung mit den seltneren Faktoren

bedingt die ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Organismenwelt.

Sogar die einfachste Vergleichung der verschiedenen Organismen führt, unter diesem Lichte, zu der Ueberzeugung von der zusammengesetzten Natur der Artmerkmale. Das Vermögen, Chlorophyll zu erzeugen und mittelst dieses am Lichte die Kohlensäure zu zersetzen, ist offenbar als eine Einheit zu betrachten, welche zu einem grossen Theile dem Pflanzenreich das eigenthümliche Gepräge verleiht, welche aber manchen im Systeme zerstreuten Gruppen fehlt, und somit keineswegs unzertrennlich mit den übrigen Faktoren der Pflanzennatur verbunden ist.

Andere Faktoren sind die Anlagen, welche manchen Arten das Vermögen verleihen, bestimmte chemische Verbindungen zu erzeugen. In erster Linie den rothen und blauen Blumenfarbstoff, dann die verschiedenen Gerbsäuren, die Alkaloide, ätherische Oele und zahlreiche andere Produkte. Nur wenige unter diesen sind auf eine einzelne Art beschränkt, viele kehren bei zwei oder mehreren, oft systematisch weit entfernten Arten zurück. Es liegt kein Grund vor, in jedem einzelnen Falle eine andere Entstehungsweise für dieselbe Verbindung zu vermuthen, vielmehr liegt es auf der Hand anzunehmen, dass demselben Prozesse überall, wo wir ihn finden, der Hauptsache nach, derselbe chemische Mechanismus zu Grunde liegen wird.

In ähnlicher Weise müssen wir auch eine Zerlegung der morphologischen Merkmale der Arten als möglich annehmen. Freilich ist die Morphologie bis jetzt noch bei weitem nicht so weit vorangeschritten, dass sie eine solche Analyse in jedem einzelnen Falle durchführen kann. Aber dieselbe Blattform, dieselben gröberen und feineren Einschneidungen des Blattrandes kehren bei zahlreichen Arten

zurück, und schon die gewöhnliche Terminologie lehrt, dass die Bilder sämmtlicher Blattformen aus einer verhältnissmässig geringen Zahl von einfacheren Eigenschaften zusammengesetzt sind.

Es wäre überflüssig, die Beispiele zu häufen, sie sind einem Jeden leicht zugänglich, und es kommt nur darauf an, sich in diese Gedanken so vollständig einzuleben, dass man überall die Zusammensetzung des Bildes aus seinen einzelnen Theilen klar durchschaut. Es zeigt sich dann, dass der Charakter jeder einzelnen Art aus zahlreichen erblichen Eigenschaften zusammengesetzt ist, von denen weitaus die meisten bei fast unzähligen anderen Arten wiederkehren. Und wenn auch zum Aufbau einer einzelnen Art eine so grosse Zahl derartiger Faktoren erforderlich ist, dass wir fast vor den Konsequenzen unserer Analyse zurückschrecken, so ist es doch andererseits klar, dass zum Aufbau sämmtlicher Organismen eine im Verhältniss zur Artenzahl geringe Anzahl von einheitlichen erblichen Eigenschaften ausreicht. Jede Art erscheint uns bei dieser Betrachtungsweise als ein äusserst komplizirtes Bild, die ganze Organismenwelt aber als das Ergebniss unzähliger verschiedener Kombinationen und Permutationen von relativ wenigen Faktoren.

Diese Faktoren sind die Einheiten, welche die Wissenschaft von der Vererbung zu erforschen hat. Wie die Physik und die Chemie auf die Moleküle und die Atome zurückgehen, so haben die biologischen Wissenschaften zu diesen Einheiten durchzudringen, um aus ihren Verbindungen die Erscheinungen der lebenden Welt zu erklären.

Phylogenetische Betrachtungen führen zu denselben Schlüssen. Die Arten sind allmählig aus einfacheren Formen hervorgegangen, und zwar dadurch, dass zu den vorhandenen

Merkmalen nach einander neue und immer weitere hinzugekommen sind. Die Faktoren, welche den Charakter einer einzelnen Art zusammensetzen, sind also in diesem Sinne von ungleichem Alter; die Merkmale der grösseren Gruppen im Allgemeinen älter als die der kleineren systematischen Abtheilungen. Aber grade die Ueberlegung, dass die Merkmale einzeln oder in kleinen Gruppen erlangt worden sind, zeigt uns wiederum von einer andern Seite ihre gegenseitige Unabhängigkeit.

Es ist eine auffallende, aber bei weitem nicht hinreichend gewürdigte Thatsache, dass oft in entfernten Theilen des Stammbaumes dieselbe Eigenschaft von ganz verschiedenen Arten entwickelt worden ist. Solche „parallele Anpassungen" sind äusserst zahlreich, und fast jede vergleichende Behandlung einer biologischen Eigenthümlichkeit weist uns davon Beispiele auf. Die insektenfressenden Pflanzen gehören den verschiedensten natürlichen Familien an, dennoch besitzen sie alle das Vermögen, aus ihren Blättern das zur Auflösung von Eiweisskörpern erforderliche Gemenge eines Enzymes und einer Säure hervorzubringen. Die von **Darwin** hervorgehobene Uebereinstimmung dieses Gemenges mit dem Magensaft der höheren Thiere berechtigt sogar zu der Annahme von erblichen Eigenschaften, welche jenen Pflanzen und dem Thierreich gemeinschaftlich sind.

Die einheimischen rankenden und schlingenden Gewächse, die tropischen Lianen, die Knollen- und Zwiebelpflanzen, die fleischigen, blätterlosen Stämme der Cacteen und Euphorbiaceen, die Pollinien der Orchideen und Asclepiadeen und zahllose andere Beispiele weisen uns solche parallele Anpassungen auf. Sehr schöne Bilder liefern einerseits die Wüstenpflanzen, welche sich alle in irgend

einer Weise gegen die Nachtheile der Verdunstung zu schützen suchen, und deren anatomische Verhältnisse von **Volkens** so eingehend geschildert worden sind [1]). Andererseits die Ameisenpflanzen, in deren Anpassungen an schädliche und nützliche Ameisenarten uns **Schimper** einen Einblick eröffnet hat [2]).

Ueberall sehen wir, wie eine und dieselbe erbliche Eigenschaft, oder wie eine bestimmte kleine Gruppe von solchen mit den verschiedensten anderen erblichen Eigenschaften verbunden werden kann, und wie durch diese äusserst variirten Verbindungen die einzelnen Artcharaktere zu Stande kommen.

§ 2. Die Uebereinstimmung in den Unterschieden zwischen Arten und Organen.

Zu ganz ähnlichen Folgerungen, wie die Vergleichung der Arten unter sich, führt uns auch die Vergleichung der Arten mit den Organen eines einzelnen Individuums. Denn die Verschiedenheiten zwischen diesen letzteren können wir in derselben Weise auf die verschiedenartigen Kombinationen der einzelnen erblichen Eigenschaften zurückführen.

Schon die einfachste Betrachtung lehrt uns dieses. Wie das Chlorophyll manchen Arten fehlt, so fehlt es auch in den höheren Gewächsen einzelnen Organen und Geweben. Der rothe Blumenfarbstoff ist auf bestimmte Pflanzenspezies, und in diesen auf bestimmte Organe beschränkt. Gerbsäure, ätherische Oele und dergleichen pflegen, wo sie vorhanden sind, eine lokale Verbreitung aufzuweisen. Der

---

1) **G. Volkens**, Die Flora der Aegyptisch-Arabischen Wüste.

2) **A. F. W. Schimper**, Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika, in dessen Botan. Mittheilungen aus den Tropen, Band I, Heft 1. 1888.

oxalsaure Kalk fehlt den meisten Farnen und Gräsern, und andererseits den Wurzeln vieler kalkreicher Arten. Dasselbe gilt, wie der Augenschein lehrt, von den morphologischen Merkmalen; davon brauche ich keine Beispiele anzuführen. Denn man wird mir wohl zugeben, dass eine sehr grosse Uebereinstimmung obwaltet zwischen der Weise, in der sich die Organe einer einzelnen Pflanze von einander unterscheiden, und den Unterschieden zwischen zweien differenten Arten. Beide beruhen offenbar auf wechselnden Verbindungen und wechselnder Auswahl aus einer grossen Reihe gegebener Faktoren.

Eine Reihe von Erscheinungen, welche wir unter dem Namen der Dichogenie zusammenfassen können, führt zu ähnlichen Schlussfolgerungen. Ich meine alle jene Fälle, wo die Natur eines Organes während seiner ersten Anlage noch nicht entschieden ist, sondern noch durch äussere Einflüsse bestimmt werden kann. So bilden die Ausläufer der Kartoffelpflanze unter normalen Verhältnissen an ihrer Spitze die Knollen, am Lichte aber, oder wenn der Hauptstengel abgeschnitten worden ist, wachsen sie zu grünen Trieben aus. Durch Abschneiden des Stengels kann man die Rhizome von Mentha, Circaea und vielen anderen Pflanzen zu aufgehenden Stengeln werden lassen, und merkwürdig sind die Umbildungen, welche die dicken, fast ruhenden Rhizome von Yucca nach solcher Behandlung aufweisen. Auf ähnliche Weise gelang es **Göbel** die Anlagen von Bracteen zu grünen Blättern werden zu lassen [1]), und **Beyerinck** beobachtete sogar die Umbildung junger Knospen von Rumex Acetosella in Wurzeln [2]).

---

[1]) **K. Göbel**, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitung 1882 S. 353.

[2]) **M. W. Beyerinck**, Beobachtungen und Betrachtungen über

Es ist klar, dass in solchen Fällen in den jungen Anlagen das Vermögen ruht, sich in zwei verschiedenen Richtungen zu entwickeln. Grade deshalb möchte ich auf diese Erscheinung den Namen Dichogenie anwenden. Und es hängt offenbar von äusseren Einflüssen ab, welche Richtung eingeschlagen wird. Es muss somit unter den vorhandenen erblichen Eigenschaften der Art eine Wahl getroffen werden, und auf diese Wahl können wir durch künstliche Eingriffe einen Einfluſs ausüben. Für die Lehre von den erblichen Eigenschaften sind solche Versuche also vom höchsten Interesse.

Hier schliessen sich in einfacher Weise die Erscheinungen der Knospenvariation an. Zahlreiche unter ihnen sind Fälle von Atavismus. Wählen wir ein Beispiel. An buntblättrigen Pflanzen beobachtet man häufig einzelne grüne Zweige. Da die bunte Pflanze von grünen Vorfahren abstammt, so betrachtet man diesen Fall als Rückschlag. Das bunte Individuum besass offenbar die Eigenschaften der grünen Vorfahren noch im latenten Zustande; durch Knospenbildung spaltete sie ihren ganzen Charakter aber derart, dass in dem einen Zweige die bunte Mischung, im andern die grüne Farbe zur Oberherrschaft gelangte.

Als ein weiteres Beispiel von Knospenvariation möchte ich noch die Nectarinen anführen. Diese sind unbehaarte Pfirsiche, welche auf mehreren Sorten, und auf einzelnen dieser zu wiederholten Malen durch Knospenvariation entstanden sind. Es lässt sich diese Thatsache nur so auffassen, dass man sagt, es könne das Vermögen behaarte Früchte zu bilden, leicht und unabhängig von allen anderen

Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Veröffentl. d. d. k. Akad. d. Wiss. Amsterdam 1886 S. 41—43. Vergl. auch Tafel I Fig. 9.

Eigenschaften in einzelnen Zweigen verloren gehen, oder doch latent werden.

Die durch Knospenvariation entstandenen Merkmale pflegen bei der Vermehrung durch Propfen, Stecklinge u. s. w. erhalten zu bleiben, und sind sogar in einzelnen Fällen samenbeständig. Neue Varietäten können somit auf diese Weise gezüchtet werden. Und da wir die Varietäten als beginnende Arten betrachten, spricht auch diese Ueberlegung für die Uebereinstimmung zwischen den Unterschieden von Arten und Organen.

An die Knospenvariationen schliesst sich nun weiter ungezwungen die Betrachtung monoecischer Gewächse an. Denn sie stimmen mit jenen darin überein, dass verschiedene Zweige verschiedene Eigenschaften zur Entfaltung gelangen lassen. In der jungen Pflanze sind die Geschlechter noch nicht getrennt; sie behält, oft durch lange Zeit, das Vermögen, beide hervorzubringen. Schreitet sie aber dazu, so thut sie dieses durch eine Art von Entmischung: die eine Knospe wird zu einer männlichen, die andere zu einer weiblichen Blüthe. Oder es werden männliche und weibliche Inflorescenzen hervorgebracht, oder ganze Aeste sind vorwiegend weiblich und andere männlich. Der Artcharakter war in der jungen Pflanze also als Ganzes, aber im latenten Zustande vorhanden, um sich zu äussern, musste er sich erst in seine beiden Haupttheile spalten.

Organbildung, Knospenvariation und die Produktion männlicher und weiblicher Zweige an monoecischen Gewächsen beruhen also auf einer Art Entmischung. Die in der jungen Pflanze vereinigten Anlagen trennen sich von einander, um zur Entfaltung gelangen zu können. Und die Gruppirung der erblichen Eigenschaften in den einzelnen Zweigen und Organen zeigt eine sehr grosse Uebereinstimmung

stimmung mit der Zusammenfügung solcher Eigenschaften zu den verschiedenen Artmerkmalen verwandter Organismen.

§ 3. Die Uebereinstimmung zwischen den sekundären Sexualcharakteren und den Artmerkmalen.

In ähnlicher Weise wie im vorigen Paragraphen weiter gehend, wollen wir jetzt die sekundären Sexualcharaktere in den Kreis unserer Betrachtungen hereinziehen. Denn sie führen zu genau derselben Auffassung des Artcharakters.

Man sieht dies am klarsten in jenen Fällen, wo die beiden Sexen derselben Art bei ihrer ersten Entdeckung als verschiedene Arten beschrieben worden sind. Doch auch sonst sind die sekundären Unterschiede zwischen den Individuen der beiden Sexen von derselben Ordnung wie die Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten in derselben und in verwandten Gattungen.

Aehnlich verhält es sich mit jenen Pflanzen, welche auf verschiedenen Individuen Blüthen tragen, deren Geschlechtsorgane konstante Differenzen aufweisen, den sogenannten Fällen der Heterostylie. Bei den Primeln unterscheidet man die langgrifflige und die kurzgrifflige Form, bei Flachsarten kommen drei verschiedene Blüthenformen auf verschiedenen Individuen vor.

Obgleich hier die zwei oder drei verschiedenen Gruppen von derselben Art angehörigen Individuen weder im Geschlechte, noch der Generation nach verschieden sind, unterscheiden sie sich doch durch Merkmale, welche ebenso konstant und von derselben Ordnung sind wie die denselben Organen entnommenen Artmerkmale in verwandten Gattungen.

Anhangsweise soll hier auch der Generationswechsel betrachtet werden. Denn auch hier sind die Unterschiede zwischen den physiologisch ungleichwerthigen Individuen, welche hier den verschiedenen Generationen angehören, von derselben Ordnung wie Artmerkmale. Dieses lehren uns die Uredineen und die Cynipiden und alle jene Fälle, wo das Vorhandensein eines Generationswechsels erst entdeckt wurde, nachdem die einzelnen Formen als Arten beschrieben und verschiedenen Gattungen und Familien im Systeme eingereiht worden waren. Und noch heute ist es unmöglich, die Zusammengehörigkeit zweier Formen auf morphologischer Grundlage zu beweisen: nur der Kulturversuch bringt die Entscheidung. Die aufeinander folgenden Wechselgenerationen sind nicht auf dieselbe Grundform zurückzuführen, jede setzt ihre Merkmale durch eine andere Auswahl aus den vorhandenen erblichen Anlagen der Art zusammen.

Fassen wir nun das Ergebniss dieses und der beiden vorigen Paragraphen zusammen, so zeigt sich, dass jede eingehende Betrachtung des Artcharakters und jede Vergleichung mit anderen Merkmalen dazu führt, ersteren als ein zusammengesetztes Bild aufzufassen, dessen Komponenten in den verschiedensten Weisen mischbar sind.

§ 4. Das Variiren der einzelnen erblichen Eigenschaften unabhängig von einander.

Die vergleichende Betrachtung der Organismenwelt führte uns zu der Ueberzeugung, dass die erblichen Eigenschaften einer Art, wenn auch auf verschiedenen Weisen mit einander zusammenhängend, doch prinzipiell selbständige Einheiten sind, aus deren Vereinigung der Artcharakter

hervorgeht. Wir wollen jetzt untersuchen, ob diese Folgerung durch das Experiment bestätigt wird, oder nicht.

Dazu wenden wir uns zu den Versuchen über Varietätenbildung, namentlich zu denjenigen, welche von Pflanzenzüchtern im Grossen angestellt worden sind. Diese lehren uns nun, dass fast jede Eigenschaft unabhängig von den anderen variiren kann. Zahlreiche Varietäten unterscheiden sich nur in einem Merkmal von ihren Stammformen, wie z. B. die weissen Spielarten rothblüthiger Spezies. Die rothe Farbe geht in der Krone in allen Abstufungen in Weiss über, sie kann nicht nur in den Blüthen, sondern auch in den Stengeln und Blättern fehlen oder vorkommen, überhaupt in jedem denkbaren Grade entwickelt sein, ohne dass irgend eine andere erbliche Eigenschaft notwendigerweise mit in Variation gebracht würde. In derselben Weise können die Behaarung, die Bewaffnung mit Dornen und Stacheln, die grüne Farbe der Blätter, jede für sich allein variiren und sogar ganz verschwinden, während alle übrigen erblichen Eigenschaften völlig unverändert bleiben. Oft variiren zusammengehörige Merkmale gruppenweise, ohne auf die übrigen Gruppen einen Einfluss auszuüben. So geht eine Vermehrung der Zahl der Blumenblätter nicht selten mit blumenblattähnlicher Entwickelung des Kelches oder der Hochblätter zusammen, während sonst die Pflanze normal bleibt. Ich kultivire einen Dipsacus sylvestris, welcher in der Blattstellung alle denkbaren Abwechslungen aufweist, sonst aber in Tausenden von Exemplaren konstant ist. Das Papaver somniferum polycephalum weicht nur in der Umbildung zahlreicher Staubgefässe in Fruchtblätter ab, ebenso das kultivirte Sempervirum tectorum. Solcher Beispiele giebt es, sowohl im Pflanzenreich als wie im Thierreich, so zahlreiche, dass das unabhängige Variiren

einzelner Merkmale Regel, das Zusammenvariiren mehrerer aber Ausnahme ist. Allerdings lässt sich meist nicht entscheiden, ob das betreffende Merkmal durch eine einzelne, oder durch eine kleine Gruppe von erblichen Eigenschaften bestimmt wird.

Andererseits lässt sich eine Häufung mehrerer Variationen in einer Raçe leicht bewirken, und kommt solche sowohl in den Kulturen als in der freien Natur ganz gewöhnlich vor. Aber in den hinreichend genau kontrolirten und beschriebenen Fällen pflegt sich dann zu zeigen, dass die einzelnen Variationen nicht gleichzeitig, sondern nach und nach aufgetreten sind, und dieses reicht hin, um ihre Selbständigkeit zu beweisen.

Eine derart von den übrigen isolirte erbliche Eigenschaft kann nun Gegenstand experimenteller Behandlung werden. Durch geeignete Zuchtwahl lässt sie sich allmählig stärken oder schwächen, und je nach der Willkür des Züchters in ein bestimmtes Verhältniss zu den übrigen unveränderten Merkmalen bringen. Die rothe Farbe der Blutbuche ist so weit verstärkt worden, dass sogar der Zellsaft in den lebendigen Zellen des Holzes lebhaft roth wurde, die Füllung der Blüthen geht mehrfach bis zum völligen Schwinden der Geschlechtsorgane. Und in zahlreichen Fällen werden nur die der Wahl unterworfenen Organe verändert, die übrigen bleiben davon unbetroffen. Die Anpassung der landwirthschaftlichen Kulturpflanzen an die Bedürfnisse des Menschen und der Gartengewächse an sein Schönheitsgefühl zeigt uns dies in klarster Weise.

Die experimentelle Behandlung führt weiter zu dem Studium des Einflusses äusserer Umstände auf die Entfaltung der erblichen Eigenschaften. Auch dabei erweisen sich diese als Faktoren, deren jede unabhängig von den

anderen variiren kann. Gegenstand des Studiums sind namentlich junge Varietäten und alle solche, welche noch nicht hinreichend fixirt worden sind, wo also äussere Einflüsse noch eine bedeutende Rolle spielen bei der Beantwortung der Frage, ob aus einem gegebenen Keime ein echtes oder ein atavistisches Individuum hervorgehen wird. **Rimpau** und Andere haben gelehrt, dass Störungen und Unterbrechungen des Wachsthums einen hervorragenden Einfluss üben auf die Anzahl der einjährigen, durchschiessenden Exemplare auf einem Rübenacker, bei gegebenem Samen [1]). Und in der gärtnerischen und teratologischen Literatur finden sich zahlreiche Angaben zertreut, aus denen die Bedeutung äusserer Einflüsse im Ganzen und Grossen klar hervorgeht. Der experimentellen Forschung aber eröffnet sich hier ein weites, fast unbetretenes Feld. In theoretischer Hinsicht wird es auf diesem die Hauptaufgabe sein, die Variationen in den erblichen Eigenschaften soviel wie möglich zu isoliren, um auf diesem Wege zur Erkenntniss der einzelnen Faktoren des betreffenden Artcharakters zu gelangen.

Die Variationen, welche wir in der freien Natur beobachten, erscheinen uns häufig wie plötzlich entstanden, und dasselbe gilt von Kulturen im Kleinen oder bei unvollständiger Kontrole der einzelnen Individuen. Die Erfahrung an Kulturpflanzen in den ersten Jahren nach dem Anfange der Kultur lehren aber, dass die Abweichungen nur langsam und allmählig sich entwickeln, und dass die abgeänderten Einflüsse in der Regel mehrere Generationen hindurch wirken müssen, bevor sie ihren Effekt derartig

---

[1]) **A. W. Rimpau**, Das Aufschiessen der Runkelrüben, Landwirtschaftl. Jahrbücher 1880 S. 191.

häufen können, dass er sichtbar zu Tage tritt[1]. Die diesbezüglichen von **Darwin** zusammengestellten Thatsachen machen ganz den Eindruck, als ob die neuen Charaktere erst nur im latenten Zustande entstehen, und in diesem allmählig an Stärke gewinnen, bis sie endlich denjenigen Grad erreichen, der zum Sichtbarwerden erforderlich ist. Auch hier muss man also annehmen, dass jede erbliche Eigenschaft in jedem Grade mit den übrigen mischbar ist.

Die Selbständigkeit der erblichen Eigenschaften zeigt sich am schönsten beim Atavismus. Durch zahlreiche Generationen kann eine Eigenschaft latent bleiben, während sich alle übrigen in normaler Weise entfalten. Von Zeit zu Zeit zeigt sie sich dann wieder, meist ohne dabei irgend einen Einfluss auf die sonstigen Merkmale auzuüben. Welche äussere Umstände dieses Wiederauftauchen bedingen, wissen wir nicht; aller Wahrscheinlichkeit nach wirken diese nicht einfach auf die atavistischen Individuen, sondern muss man sich vorstellen, dass die betreffende Anlage in den übrigen zwar stets latent, aber in ihrer Stärke doch sehr fluktuirend ist. Aber nur die Gipfel der höchsten Wellen werden uns sichtbar.

Allem Anscheine nach können solche Charaktere durch äusserst lange Reihen von Generationen vom einen Geschlecht auf das andere übertragen werden. Nach Jahrtausenden rechnet ihre Existenz in jenen Fällen, wo sie offenbar mindestens so alt sind, wie die Art selbst. Ich meine die Fälle von Rückschlägen auf die Vorfahren der Spezies, von denen die Zebra-ähnlichen Streifen des Pferdes ein so bekanntes Beispiel abgeben[2]. Ein ähnliches Bei-

[1]) Vergl. hierüber **Darwin**, The Variations of animals and plants under Domestication 2. Aufl. 1875 II S. 39.

[2]) Darwin l. c. I S. 59.

spiel ist die Primula acaulis var. caulescens, welche im Freien unter Tausenden von schirmlosen Primeln von Zeit zu Zeit in ganz vereinzelten Exemplaren auftritt, dann aber eine ähnliche Inflorescenz bildet, wie die nächstverwandten, schirmtragenden Arten. Die Kultur hat sich dieser reicher blühenden Varietät bemächtigt und sie in zahlreichen Farbennüancen in den Handel gebracht.

Ich möchte diesen Paragraphen nicht abschliessen, ohne auf eine Erscheinung hingewiesen zu haben, welche das Studium der erblichen Eigenschaften in hohem Grade komplizirt. Es ist dies der bereits mehrfach erwähnte Umstand, dass sie ganz gewöhnlich zu kleineren und grösseren Gruppen vereinigt sind, welche sich wie Einheiten benehmen, indem die einzelnen Glieder der Gruppe gewöhnlich zusammen in die Erscheinung treten. Wir sehen dieses in den männlichen und weiblichen Blüthen und Inflorescenzen einhäusiger Gewächse, in den erwähnten Fällen von Knospenvariation und von Dichogenie. Die Sexualcharaktere verschiedener Individuen und die Unterschiede zwischen den Wechselgenerationen derselben Spezies lehren uns das Nämliche.

Diese Verbindung der einzelnen Eigenschaften zu Gruppen ist somit ganz allgemein, wenn sie auch in fast allen Abstufungen vorkommt, und wenn auch einige erbliche Eigenschaften, wie z. B. das Vermögen, rothe Farbe anzunehmen, sich in der Regel nicht mit bestimmten anderen zu Gruppen vereinigen. Man erkennt sie in klarster Weise in jenen durch Aphiden, Phytopten und andere Parasiten verursachten Vergrünungen, wo der Reiz eine ganze Reihe von sonst in anderen Theilen der Pflanze zur Entwickelung gelangenden Eigenschaften hervorruft.

Mit dieser Verbindung der erblichen Eigenschaften zu

grösseren und kleineren Gruppen hat jede Theorie der Vererbung Rechnung zu halten, und verschiedene Schriftsteller, wie **Darwin** und **Nägeli**, haben diesen Punkt klar hervorgehoben. Doch dürfte grade hierin eine grosse Schwierigkeit gelegen sein, welche sich einer in's Einzelne gehenden Ausarbeitung der Theorie entgegenstellt. Denn offenbar wird es in vielen Fällen äusserst schwierig sein, zu entscheiden, ob man es mit einer einzelnen erblichen Eigenschaft, oder mit einer kleinen Gruppe von solchen zu thun hat. Es liegt hier, für die morphologische Analyse, noch ein weites Feld, das der Bearbeitung harrt.

§ 5. Die Mischung der erblichen Eigenschaften.

Die erblichen Eigenschaften sind in jedem Grade und Verhältniss mischbar. Dieses sehen wir an bunten Blättern und gestreiften Blumen, wo das Ergebniss dieser Mischung, nach entsprechender Entmischung, uns fast direkt vorgeführt wird. Fast unendlich ist die Abwechslung in der Zeichnung der bunten Blätter, oft auf derselben Pflanze, oder doch auf den verschiedenen Individuen einer selben Aussaat. Gestreifte Blumen entstehen nach **Vilmorin** durch partiellen Atavismus aus alten weissblüthigen Varietäten rother oder blauer Arten [1]; die jungen Varietäten pflegen sprungweise zur Stammform zurückzukehren, die älteren aber stufenweise, durch das Auftreten einzelner Streifen der ursprünglichen Farbe auf dem weissen Grunde. Es ist, als ob die Farbenanlage bereits zu sehr abgeschwächt wäre, um noch mit einem Male die ganze Krone zu färben. Die Nachkommen der ersten gestreiften Blumen bilden aber

[1]) **L. Lévêque de Vilmorin**, Notices sur l'amélioration des plantes par le semis. 1886. p. 39—41.

bald breitere Streifen und gehen dann nach wenigen Generationen wieder in die gleichmässige Farbe der Stammform über.

Aeusserst merkwürdig sind jene Fälle, wo erbliche Anlagen im latenten Zustande mit einander zusammen vorkommen, welche im aktiven Zustande einander nothwendig ausschliessen. Statt einer langen Aufzählung vieler Fälle möchte ich dafür hier ein bekanntes Beispiel aus der Lehre von der Variabilität anführen, und wähle dazu die Blattstellung in Wirteln.

Zweigliedrige Wirtel, deren Blätter an den aufeinander folgenden Knoten kreuzweise über einander stehen, gehören zu den besten und konstantesten Merkmalen ganzer natürlicher Familien. Seltner sind Fälle von drei- und mehrgliedrigen Wirteln. Nicht selten schlägt aber eine Art aus ihrem normalen Typus in eine andere Wirtelform über, und bei zahlreichen Pflanzen mit dekussirten Blättern sind einzelne Zweige mit drei oder mehrgliedrigen Wirteln beobachtet worden. Die Fuchsien und Weigelien unserer Gärten bilden gewöhnliche Beispiele. Die Uebergänge von der einen Wirtelzahl auf die andere finden meist sprungweise statt, derart, dass der ganze aus einer Knospe hervorgehende Spross sich selbst in dieser Beziehung gleichbleibt; aus seiner Endknospe oder seinen Seitenknospen gehen dann aber häufig Zweige mit anderer Wirtelzahl hervor. Seltener geht ein Spross während seiner Entwickelung von der einen Zahl in die andere über, wie solches z. B. bei Lysimachia vulgaris Regel ist. Zwischenformen zwischen zwei- und drei- oder drei- und viergliedrigen Wirteln sind äusserst selten, obgleich sie nach unserer jetzigen Kenntniss ganz leicht entstehen

könnten, und thatsächlich bei den meisten Pflanzen mit wirtligen Blättern von Zeit zu Zeit beobachtet worden sind [1]). Ich meine jene Wirteln, in denen Ein Blatt an seinem Gipfel mehr oder weniger tief gespalten ist, während der Hauptnerv sich gabelig verzweigt. Es kommt diese Spaltung in allen denkbaren Graden vor und führt durch jene Blätter, welche auf gespaltenem Stiel zwei Spreiten tragen, zur vollen Verdoppelung des Blattes hinüber. Die Betrachtung zahlreicher Beispiele macht den Eindruck, als ob die einzelnen Wirtelformen sich abstossen, und als ob jede danach strebt die andere auszuschliessen. Nur selten gelingt dies nicht, und dann entstehen die erwähnten Blätter mit gabelig getheilten Hauptnerven, deren vollständige Uebergangsreihe von Einem Blatte zu zweien von **Delpino** abgebildet und beschrieben worden ist [2]).

Auch solche Eigenschaften, welche in der entfalteten Pflanze einander ausschliessen, sind also im latenten Zustande, anscheinend ohne Schwierigkeit, mischbar. Im Grunde verhält es sich wie in unserem Beispiel so auch in den Erscheinungen der Monoecie und Dioecie, ferner des Di- und Trimorphismus der Blüthen und eigentlich in der ganzen Organbildung. Ueberall findet man Merkmale, welche gleichzeitig in demselben Organe nicht existiren können, und dennoch während der Jugend im latenten Zustande gemischt vorkommen müssen.

Fassen wir das Gesagte kurz zusammen, so sehen wir, dass Versuche und Beobachtungen über das Entstehen und das Fixiren von Variationen uns die erblichen Eigenschaften als Einheiten kennen lehren, mit denen man experimen-

---

[1]) Vergl. **F. Delpino**, Teoria generale della Fillotassi in Atti della R. Università di Genova. Vol. IV Part. II 1883 p. 197.

[2]) l. c. S. 206, Taf. IX Fig. 60.

tiren kann. Sie lehren uns ferner, dass diese Einheiten fast in jedem Verhältniss mit einander mischbar sind, indem weitaus die meisten Experimente im Grunde nur auf eine Veränderung dieses Verhältnisses hinauslaufen.

In schlagender Weise werden die bisher angestellten Betrachtungen bestätigt durch die Versuche über Bastardirung und Kreuzung. Nirgendwo tritt so klar wie hier das Bild der Art gegenüber seiner Zusammensetzung aus selbständigen Faktoren in den Hintergrund. Dass im Bastarde die erblichen Eigenschaften vom Vater und von der Mutter durcheinander gemischt sind, weiss ein Jeder. Und die ausgezeichneten Versuche zahlreicher Forscher haben uns gelehrt, wie in den Nachkommen der Bastarde eine fast unendliche Abwechslung zu beobachten zu sein pflegt, welche wesentlich auf einer in mannigfach verschiedener Weise stattfindenden Vermischung der väterlichen und der mütterlichen Merkmale beruht.

Die Bastarde der ersten Generation haben für jedes Paar von Arten ganz bestimmte Merkmale. Erzeugt man einen Bastard von zwei Arten, deren Kreuzung bereits frühern Forschern gelungen ist, so kann man sich darauf verlassen, dass die von ihnen gegebene Beschreibung in der Regel genau auf die neu erworbene Mittelform passen wird. Ist der Bastard ohne Mithülfe seiner Eltern fruchtbar, und zieht man seine Nachkommenschaft in einigen Generationen in Tausenden von Exemplaren, so beobachtet man fast stets, dass kaum zwei einander gleich sind. Einige kehren zu der Form des Vaters, andere zu jener der Mutter zurück; eine dritte Gruppe steht in der Mitte. Zwischen diesen stellen sich die übrigen in buntester Abwechslung väterlicher und mütterlicher Merkmale, und fast in jedem Grade gegenseitiger Mischung.

Von zahlreichen und hervorragenden Schriftstellern ist auf die Bedeutung der Bastarde für die Ergründung des Wesens der Befruchtung hingewiesen. Mit demselben Rechte dürfen wir sie anwenden, um in das Geheimniss des Artcharakters einzudringen zu versuchen. Und dann beweisen sie uns klar, dass dieser Charakter im Grunde kein einheitliches Gebilde ist. Denn die Merkmale eines Bastardes (erster Generation) sind ebenso scharf und ebenso konstant, und überhaupt von derselben Ordnung wie jene der reinen Arten, und der häufige Speziesname hybridus[1]) dürfte beweisen, dass auch die besten Systematiker diese Uebereinstimmung gefühlt haben.

Zwei, drei und mehr Arten sind von **Kölreuter, Gärtner** und Anderen in einem Bastard vereinigt worden. Und es ist nicht einzusehen, dass dieser Zahl eine andere als eine rein praktische Grenze gesteckt wäre, und dass im Grunde nicht Merkmale in einem Bastarde gemischt werden könnten, welche einer unbegrenzten Reihe von verwandten Arten entlehnt wären. Doch darauf kommt ja wenig an. Hauptsache ist der Satz, dass der Charakter reiner Arten, genau so wie der der Bastarde, zusammengesetzter Natur ist.

Kreuzungen von Varietäten einer selben Art gehören, namentlich in der gärtnerischen Praxis, zu den gewöhnlichsten Operationen. Häufig ist dabei der Zweck einfach der, Mittelformen zu erzeugen. Nicht selten aber wünscht man einer gegebenen Varietät einzelne bestimmte Eigenschaften mitzutheilen, und entlehnt diese dann einer anderen Varietät, bisweilen sogar einer anderen Art. Härte gegen Winterfröste wurde mehrfach in dieser Weise

---

[1]) Z. B. Papaver hybridum L., Trifolium hybridum L.

von der einen auf die andere Form übergeführt. **Carrière** citirt Beispiele von Begonien, welche durch Kreuzung mit einer buntblättrigen Varietät einer anderen Art bunt gemacht worden sind, ohne dabei sonst in ihren Eigenschaften geändert zu werden [1]). Ueberhaupt ist in der gärtnerischen Praxis die Ueberzeugung allgemein, dass man die Eigenschaften der Varietäten bei Kreuzungen nach voller Willkür mit einander mischen, und seine Raçen sowohl in vielen, als auch in einzelnen ausgewählten Punkten nach Bedürfniss verbessern kann.

§ 6. Kreuz- und Selbstbefruchtung.

In Anschluss an die im vorigen Paragraphen behandelten Argumente, welche uns die Ergebnisse der Kreuzungs- und Bastardirungsversuche bieten, wollen wir jetzt die normale Befruchtung behandeln, und zusehen, inwiefern auch auf diesem Gebiete die Thatsachen unsere Vorstellung von der gegenseitigen Unabhängigkeit und Mischbarkeit der erblichen Eigenschaften stützen.

Die Bedeutung der Befruchtung zu ergründen, gehört zu den schwersten Aufgaben der Biologie. Die zahllosen Anpassungen dieses Prozesses an die verschiedensten Lebensbedingungen, und der mächtige Einfluss, den er auf die Differenzirung der Arten, namentlich durch Ausbildung der sekundären Sexualitätscharaktere geübt hat, drohen immer uns irre zu leiten, und uns durch die später erlangte Bedeutung das eigentliche Wesen verkennen zu lassen. Hier, wie in so vielen Fällen, liegen die Verhältnisse im

[1]) E. A. **Carrière**, Production et Fixation des Variétés, 1865 S. 22. Andere Beispiele bei Verlot, Sur la production et la fixation des variétés, 1865 S. 46 und 65. Vergl. auch **Darwin**, l. c. II S. 73.

Pflanzenreich klarer und einfacher als im Thierreich, in welchem namentlich die ausschliefsliche Beschränkung der Fortpflanzung der höheren Thiere auf den sexuellen Weg nur zu leicht die Bedeutung dieses Vorganges überschätzen lässt. Dazu kommt, dass für das Pflanzenreich durch das eingehende vergleichende Studium über die Bedeutung von Kreuz- und Selbstbefruchtung, welches wir **Darwin** verdanken, ein ganz unerwartetes Licht auf das Wesen dieses Vorganges geworfen worden ist.

Darwin's Versuche haben gelehrt, dass das Wesen der Befruchtung in der Vermischung der erblichen Eigenschaften zweier verschiedener Individuen besteht[1]). Selbstbefruchtung, welche im Pflanzenreich so leicht stattfindet, und experimentell so bequem auszuführen ist, hat bei Weitem nicht dieselbe Bedeutung. Aus den auf letzterem Wege erhaltenen Samen gingen in **Darwin**'s Versuchen stets schwächere Individuen hervor als aus der Ernte gekreuzter Blüthen. Die ersteren waren kleiner, weniger reich verzweigt, weniger üppig und anhaltend blühend, und trugen dementsprechend auch weniger Samen. Kreuzung von zwei Blüthen derselben Pflanze war eher nachtheiliger als Befruchtung der Blüthen mit ihrem eigenen Pollen.

Sogar die Kreuzung von verschiedenen Individuen reichte nicht aus, die Art normal zu erhalten, wenn diese alljährlich auf demselben Beete gezogen und vor der Befruchtung durch Exemplare anderer Herkunft geschützt wurden. Die ganze Kolonie kam im Laufe einiger Jahre stetig und deutlich herunter; die Pflanzen wurden dabei nicht nur kleiner und schwächer, sondern ihre individuellen

---

[1]) **Darwin,** Origin of species, 6. Aufl. S. 76—79 und Cross- and Selffertilisation of plants, 1876.

Unterschiede nahmen derart ab, dass sie einander fast völlig gleich wurden.

Eine einzige Kreuzung einer solchen Kolonie mit Individuen anderen Ursprunges stellte aber die ursprüngliche Kraft wieder her.

Der Befruchtungsprozess besteht somit in seinem Wesen nicht in der Vereinigung der beiden Geschlechter, sondern in der Vermischung der erblichen Eigenschaften zweier Individuen von verschiedener Herkunft, oder doch von solchen, welche verschiedenen äusseren Bedingungen ausgesetzt gewesen sind. Eine Verschiedenheit in den erblichen Eigenschaften ist somit offenbar Bedingung für die Erreichung des vollen Nutzens der Befruchtung; diese Verschiedenheit muss aber in letzter Instanz durch das Leben unter abweichenden Einflüssen erlangt worden sein.

Denken wir uns die einzelnen erblichen Anlagen als selbständige Einheiten, welche in verschiedenen Verhältnissen mit einander zu dem individuellen Charakter einer Pflanze verbunden werden können. Nehmen wir weiter an, dass ihre relative Zu- oder Abnahme von äusseren Einflüssen abhängt. Offenbar besteht dann eine grosse Aussicht, dass unter gleichen äusseren Bedingungen in verschiedenen Individuen dieselben Anlagen zurückgehen werden, während unter verschiedenen Bedingungen dieses Loos in jedem Individuum andere Anlagen treffen wird. Kreuzen wir also nur die Pflanzen desselben Beetes, so werden die gleichsinnigen individuellen Abweichungen verstärkt, die geschwächten Anlagen also noch schwächer gemacht werden. Kreuzen wir aber Individuen aus möglichst verschiedenen Kulturen, so werden die Unterschiede in den einzelnen Anlagen offenbar, wenigstens zum Theil, ausgeglichen werden.

Und zwar um so mehr, je zahlreicher die von einander abweichenden und zur Kreuzung benutzten Exemplare sind.

Ueberhaupt ist es den Pflanzenzüchtern wohl bekannt, dass üppige und möglichst abgewechselte Bedingungen zur Häufung und Vermehrung der individuellen Unterschiede führen, während einfache und einförmige Umstände diese nach und nach verschwinden lassen und also die Gleichförmigkeit aller Exemplare befördern. Erstere Methode wird beim Verbessern der Raçen, letztere beim Fixiren der neu gewonnenen Varietäten angewandt.

Für die Erhaltung der Art mit allen ihren erblichen Anlagen in dem erforderlichen Verhältnisse ist nur gelegentlich eine Kreuzung erforderlich. Nicht jeder Generation braucht solche voranzugehen. Wo geschlechtliche Generationen mit ungeschlechtlichen abwechseln, wie unter den Gallwespen, und wo letztere sogar in der Mehrzahl vorkommen, wie bei vielen Aphiden, ist dieses ohne weiteres deutlich.

Bei den Bienen werden die befruchteten Eier zu Weibchen, die unbefruchteten zu Männchen. Da aber jedes Männchen nothwendig von einem durch Befruchtung entstandenen Weibchen abstammt, wird es der Vortheile gelegentlicher Kreuzung offenbar in hinreichender Weise habhaft. Dass wir es hier nicht mit prinzipiellen Verhältnissen, sondern nur mit besonderen Anpassungen zu thun haben, lehren uns die Aphiden, bei denen sowohl Männchen wie Weibchen auf parthenogenetischem Wege entstehen.

Die sich nie öffnenden, sogenannten cleistogamen Blüthen, die zahlreichen Einrichtungen zur Sicherung der Selbstbefruchtung in Blumen, für den Fall, dass Insektenbesuch ausgeblieben ist, und die fast unbeschränkte Anwendung der Vermehrung auf vegetativem Wege im Pflanzen-

reich lehren uns alle, dass nur gelegentlich eine Befruchtung zur normalen Erhaltung der Arten erforderlich ist. Dass bei den höheren Thieren jedes Individuum auf geschlechtlichem Wege entsteht, ist also offenbar nur eine besondere Anpassung.

Fassen wir das Ergebniss dieser Betrachtungen zusammen, so dürfen wir sagen, dass das eigentliche Wesen der Befruchtung in der Vermischung der erblichen Eigenschaften der verschiedenen Individuen einer Art besteht. Wie man sich diese Vermischung vorstellen muss, das lehrten uns die Bastarde. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Vorgang der Vermischung im Prinzip in beiden Fällen derselbe sein wird. Und wie es **Wichura** gelang, Bastarde aus sechs verschiedenen Weidenarten zu erzeugen [1]), so müssen auch durch Kreuzung die erblichen Eigenschaften mehrerer Individuen in Einem gemischt werden können.

Im vorigen Paragraphen haben wir gesehen, wie die einzelnen erblichen Eigenschaften als selbständige Einheiten in den Bastardirungs- und Kreuzungsversuchen auftreten, und wie sie fast in allen Graden erreichbar sind. Auf dieselbe Weise müssen wir uns offenbar auch beim gewöhnlichen Befruchtungsprozesse jene Einheiten als selbständig denken.

§ 7. Schlussfolgerungen.

Anscheinend einheitlich ist der Artcharakter in Wirklichkeit ein äusserst zusammengesetztes Ganzes. Er ist aus zahlreichen einzelnen Faktoren, den erblichen Eigenschaften oder Anlagen, aufgebaut. Je höher die Art differenzirt ist, um so grösser ist die Zahl der zusammensetzenden Ein-

---

[1]) **Max Wichura**, Bastardbefruchtung der Weiden. 1865. 4°.

heiten. Weitaus die meisten dieser Einheiten kehren bei zahlreichen, viele bei zahllosen Organismen zurück, und bei verwandten Arten ist der gemeinschaftliche Theil des Charakters offenbar aus denselben Einheiten aufgebaut.

Versuchen wir es, die Arten in diese einzelnen Faktoren zu zerlegen, so werden wir von deren Zahl, welche bei höheren Pflanzen und Thieren wohl in die Tausende geht, verwirrt. Betrachten wir dagegen die ganze Organismenwelt als den Vorwurf unserer Analyse, so wird die Gesammtzahl erblicher Eigenschaften, welche zum Aufbau aller Lebewesen erforderlich ist, eine zwar an sich grosse, im Verhältniss zur Artenzahl aber kleine. Auf jenem beschränkten Gebiete führt unsere Betrachtungsweise anscheinend nur zu Komplikationen, im Grossen aber bahnt sie offenbar den Weg zu einer ganz bedeutenden Vereinfachung der Probleme der Erblichkeit.

Die erblichen Anlagen, von denen die erblichen Eigenschaften die für unser Auge sichtbaren Merkmale sind, sind selbständige Einheiten, welche zeitlich getrennt von einander entstanden sein, und unabhängig von einander auch wieder verloren gehen können. Sie sind fast in jedem Verhältnisse mit einander mischbar, indem jede einzelne Eigenschaft von völliger Abwesenheit an durch alle Stufen zur höchsten Entwickelung gelangen kann. Häufig sind sie nur in so ungünstigem Verhältnisse da, dass sie überhaupt nicht in die Erscheinung treten, sondern latent bleiben. Und in diesem Zustande können sie entweder Tausende von Generationen verharren, oder daraus in jeder Generation, während der Entwickelung des Individuums aus der befruchteten Eizelle, in welcher sie fast sämmtlich latent sind, hervorgehen.

Die erblichen Anlagen stellen den ganzen Artcharakter

zusammen, es bleibt nach ihrer Abscheidung nicht etwa eine anderweitige Grundlage über, der sie eingefügt wären.

Obgleich in dem Grade selbständig, dass sie jede für sich schwächer werden und sogar völlig verschwinden können, sind sie doch für gewöhnlich zu kleineren und grösseren Gruppen vereinigt. Und zwar derart, dass, wenn äussere Eingriffe, wie ein Gallenreiz, eine bestimmte Eigenschaft zum Vorherrschen bringen, in der Regel die ganze Gruppe, zu der diese gehört, mit in erhöhte Thätigkeit gesetzt wird.

Selbständigkeit und Mischbarkeit, das sind also die wesentlichsten Eigenschaften der erblichen Anlagen aller Organismen.

Eine Hypothese zu finden, welche diese Eigenschaften unserem Verständniss näher führt, das ist nach meiner Ansicht die Hauptaufgabe einer jeden Vererbungstheorie.

Abschnitt II.

Herrschende Ansichten über die Träger der erblichen Eigenschaften.

Erstes Kapitel.

Die chemischen Moleküle des Protoplasma in ihrer Bedeutung für die Theorie der Erblichkeit.

§ 1. Einleitung.

Die wunderlichen Erscheinungen der Erblichkeit müssen nach unserer jetzigen Auffassung der ganzen Natur eine stoffliche Grundlage haben, und diese Grundlage kann keine andere sein, als das lebendige Protoplasma. Jede Zelle entsteht durch Theilung aus einer bereits vorhandenen,

die lebendige Substanz der Mutterzelle vertheilt sich auf die einzelnen Töchter, und geht auf diese mit allen ihren erblichen Eigenschaften über. Die mikroskopische Erforschung des Zellenleibes und die Kunst der Züchter, bis vor kurzem so weit von einander entfernt, reichen sich immer mehr die Hand. Denn nur durch das Zusammenwirken dieser beiden grossen Richtungen des menschlichen Denkens kann es gelingen, die Grundzüge für eine Theorie der Vererbung zu schaffen.

Die Chemie lehrt uns, dass das lebendige Protoplasma, wie jede Substanz, aus chemischen Molekülen aufgebaut sein muss, und dass eine endgültige Erklärung der Lebenserscheinungen nur dann erreicht werden wird, wenn es gelingt, die Vorgänge im Protoplasma aus der Gruppirung seiner Moleküle und aus der Zusammensetzung dieser letzteren aus ihren Atomen abzuleiten.

Aber von diesem Ziele sind wir noch weit entfernt. Die Chemiker studiren vorwiegend reine, d. h. aus gleichartigen Molekülen aufgebaute Körper; das Protoplasma aber ist offenbar eine Mischung zahlreicher, wenn nicht gar nahezu zahlloser verschiedener chemischer Verbindungen. Und weitaus die meisten dieser letzteren sind, auch in chemischer Hinsicht, nur äusserst lückenhaft erforscht worden.

Allerdings darf uns diese Rücksicht nicht davon abhalten, die grossen Sätze der Chemie auf die Erklärung der Lebensvorgänge anzuwenden. **Haeckel** und viele andere Forscher nach ihm haben darauf hingewiesen, welche grosse Bedeutung für eine solche Erklärung das Vermögen des Kohlenstoffes besitzt, sich in den verschiedensten Verhältnissen mit anderen Elementen zu verbinden. „Diese in ihrer Art einzige Eigenschaft des Kohlenstoffes müssen

wir als die Grundlage aller Eigenthümlichkeiten der sogenannten organischen Verbindungen bezeichnen"[1]. „Die Verschiedenheiten, welche sich im Wachsthum der organischen und der anorganischen Individuen finden, sind in der verwickelteren chemischen Zusammensetzung und der Imbibitionsfähigkeit vieler Kohlenstoffverbindungen begründet"[2] u. s. w.

Auch von chemischer Seite ist diese Bedeutung des Kohlenstoffes hervorgehoben worden. In seinen Ansichten über die organische Chemie sagt **van't Hoff**[3]: „Aus den chemischen Eigenschaften des Kohlenstoffes erhellt, dass dieses Element, mit Hülfe zweier oder dreier anderer, im Stande ist, die zahllosen Körper zu geben, die für die so verschiedenen Bedürfnisse eines lebenden Wesens nothwendig sind; aus der fast gleichen Neigung, sich Wasserstoff und Sauerstoff anzulegen, folgt die Fähigkeit der Kohlenstoffverbindungen, sich abwechselnd für Reduktions- und Oxydationsvorgänge zu eignen, wie sie die gleichzeitige Existenz einer Pflanzen- und Thierwelt erfordert". Und nach der Besprechung des Einflusses der Temperatur auf die Veränderung der chemischen Beschaffenheit des Kohlenstoffes fährt er fort: „Man geht also nicht zu weit mit der Behauptung, dass die Existenz der Pflanzen- und Thierwelt die enorme Aeusserung der chemischen Eigenschaften sei, welche das Kohlenstoffatom bei unserer Erdtemperatur hat".

Zieht man noch die zahllosen Isomerien in Betracht, welche namentlich die komplizirteren Verbindungen des Kohlenstoffes, wie die Eiweisskörper, nach den jetzigen

[1]) **E. Haeckel**, Generelle Morphologie 1866, I S. 121.

[2]) l. c. S. 166 und **E. Haeckel**, Die Perigenesis der Plastidule 1876 S. 34.

[3]) **van't Hoff**, Ansichten über die organische Chemie 1878 Bd. I S. 26.

chemischen Theorien aufzuweisen im Stande sein müssen, so kann es wohl keinem Zweifel unterworfen sein, dass es einmal gelingen wird, die erblichen Eigenschaften aller Organismen auf chemische Verschiedenheiten ihrer protoplasmatischen Grundlage zurückzuführen [1]).

Aber so sehr auch solche allgemeine Betrachtungen im Stande sind, unserem Bedürfniss nach einer einheitlichen Auffassung der ganzen Natur entgegen zu kommen, so sind sie doch noch weit davon entfernt, uns bereits jetzt als Grundlage für eine Theorie der Vererbung dienen zu können.

Der experimentellen Physiologie der Pflanzen und der Thiere ist es gelungen, manche Prozesse des Lebens auf die chemischen Wirkungen der betheiligten Verbindungen zurückzuführen, sie theilweise ausserhalb des Organismus zu wiederholen, theils aber auch ihren Verlauf im lebenden Körper, als durch die allgemeinen Gesetze der Chemie beherrscht, nachzuweisen. In die Erkenntniss der Vorgänge der Athmung, der Ernährung und des Stoffwechsels sind wir von zahllosen Forschern in geradezu erstaunlicher Weise eingeführt worden, und auch die rein mechanischen Kraftäusserungen, welche Wachsthum und Bewegungen begleiten, sind zu einem wesentlichen Theile zergliedert und auf allgemeine Gesetze zurückgeführt worden. Aber das Hauptergebniss aller dieser Studien ist, dass im lebendigen Körper Vorgänge zweierlei Art stattfinden. Einmal solche, welche von der lebendigen Substanz trennbar sind, und also auch künstlich nachgeahmt, oder sogar genau wiederholt werden können. Dann aber solche, welche von jenem Substrate untrennbar sind, welche in den Lebensprozessen dieses Substrates selbst ihr Wesen finden. Jene Vorgänge

[1]) Vergl. z. B. **Haeckel**, Generelle Morphologie I. S. 277 und **Shigetaké Sagiura**, Nature 1882. Vol. 27 Nr. 683 S. 103.

sind rein physikalische oder chemische, mit einem Worte aplasmatische Prozesse; diese aber müssen wir als plasmatische, d. h. in den Molekülen des lebendigen Protoplasma selbst stattfindend bezeichnen. Jene gehören der physiologischen Chemie und Physik an, diese aber bilden den eigentlichen Gegenstand der Physiologie. Aber grade zu ihrer Erkenntniss haben wir noch erst die ersten Schritte gethan.

Weder durch allgemeine Betrachtungen, noch auf experimenteller Grundlage können wir also schon jetzt in die Beziehungen zwischen den Eigenschaften der chemischen Moleküle des Protoplasma und den Erscheinungen der Erblichkeit eindringen. Es kann sich also nur darum handeln, durch Hypothesen zu versuchen, uns eine Einsicht in diese Beziehungen zu eröffnen.

Die Berechtigung eines solchen Versuches liegt auf der Hand. Auch wird sie wohl allgemein anerkannt, denn mehrere hervorragende Forscher haben ihre Ansichten hierüber veröffentlicht, einige haben sogar ihre Hypothesen, durch logische Ausarbeitung der sich daraus ergebenden Konsequenzen, der kritischen Würdigung Anderer zugänglich gemacht. Und dass diese Hypothesen, so sehr sie auch jetzt noch auseinandergehen, in hohem Grade das wissenschaftliche Interesse an diesen Fragen wachgerufen haben, daran kann augenblicklich wohl Niemand zweifeln.

Die Richtungen, in welchen sich diese Hypothesen bewegen, lassen sich meiner Ansicht nach in drei Gruppen zusammenfassen. Einige Schriftsteller gehen direkt auf die chemische Zusammensetzung des Protoplasma zurück, und versuchen es, aus dieser die Lebensvorgänge abzuleiten. Andere aber nehmen an, dass die chemischen Moleküle zunächst zu grösseren, aber noch unsichtbar kleinen or-

ganischen Einheiten verbunden sind, und betrachten diese Einheiten als die eigentlichen Träger der Erblichkeit. Dabei stellen Einige sich vor, dass diese Einheiten je den ganzen Artcharakter vergegenwärtigen, und dass somit die einzelnen Träger der Erblichkeit in derselben Zelle einander, wenigstens bis auf geringfügige Unterschiede, gleich sind. Grade entgegengesetzt endlich ist die Meinung derjenigen Forscher, welche für jede einzelne erbliche Eigenschaft eine besondere Art von stofflichen Trägern annehmen; für welche also das Protoplasma aus unzähligen einander ungleichen hypothetischen Einheiten aufgebaut ist.

Diese drei verschiedenen Prinzipien sind es nun, welche wir in diesem und den beiden folgenden Kapiteln einer eingehenden vergleichenden Prüfung unterziehen wollen. Vorher müssen wir aber noch die Beziehung zwischen Eiweiss und Protoplasma einer kurzen Kritik unterwerfen.

§ 2. Protoplasma und Eiweiss.

In der letzten Zeit hat sich bei manchen Schriftstellern eine Verwechslung der Begriffe Protoplasma und Eiweiss eingebürgert [1]). Diese hat sogar zu der hypothetischen und durch nichts berechtigten Annahme von lebendigem Eiweiss geführt. Auch auf die Theorie der Erblichkeit hat diese Gewohnheit ihren Einfluss ausgeübt, und deshalb darf sie hier nicht unerwähnt bleiben. Denn ohne diese Verwechslung hätte die Ansicht, welche die chemischen Moleküle des Protoplasma als Träger der erblichen Eigenschaften betrachtet, wohl nie Eingang gefunden.

Eiweiss ist ein chemischer, Protoplasma ein morpho-

---

[1]) Bereits **Haeckel** spricht das Protoplasma als einen Eiweisskörper an: Generelle Morphologie I S. 278.

logischer Begriff. Die Chemie ist im Stande manche Eiweisskörper rein darzustellen, das Wesen des Protoplasma ist aber durch seine sehr heterogene Zusammensetzung bedingt. Viele Eiweisskörper können in Lösung übergehen, eine Protoplasmalösung in einem Reagenzröhrchen zu haben, wird aber Niemand für möglich halten. Eiweisskörper sind zwar Produkte des Lebens, aber nicht dessen Träger, sie bieten uns im chemischen Laboratorium keine wesentlich anderen Eigenschaften wie die übrigen komplizirteren Verbindungen. Das Protoplasma aber ist der Träger des Lebens, es unterscheidet sich von allen chemischen Substanzen durch das Vermögen der Assimilation und der Vermehrung. Diese beiden Vorgänge werden ohne Zweifel einmal in ihrem Wesen erkannt werden, bis jetzt aber liegen sie noch im vollsten Dunkel, und selbst den kühnsten Denkern ist es nicht gelungen, auch nur eine Ecke des Schleiers zu heben, welcher sie verhüllt.

Für die Bezeichnung des Protoplasma als einen Eiweisskörper oder als ein Gemenge von solchen stützt man sich auf chemische Analysen und mikrochemische Reaktionen. Die letzteren weisen ohne Zweifel die ganz gewöhnliche Anwesenheit von Eiweiss im Protoplasma nach. Aber die Erklärung dieser Thatsache liegt auf der Hand: das Eiweiss kann im Imbibitionswasser des Protoplasma ebenso gut gelöst sein, als es im Zellsaft nachweislich häufig im gelösten Zustande vorhanden ist. Auch ist es nicht unwahrscheinlich, dass beim Tödten der Protoplaste oft Eiweisskörper gebildet werden. Um eine Identität von Protoplasma und Eiweiss behaupten zu können, sollte aber doch wenigstens nachgewiesen sein, dass Eiweissreaktionen keinem Protoplasten, und auch keinem einzelnen ihrer Or-

gane fehlen. Und solches scheint doch keineswegs der Fall zu sein [1]). Zellkern, Trophoplaste und Körnerplasma sind wohl, in gut ernährten Zellen, nie ohne Eiweiss beobachtet worden. Aber ob die Wand der Vacuolen und die Hautschicht eiweisshaltige Gebilde sind, dürfte noch sehr fraglich sein [2]).

Die chemischen Analysen haben ohne Zweifel wichtige Schlüsse auf mehrere, aus dem Protoplasma dargestellte Verbindungen an's Licht gefördert. Aber ob diese Verbindungen im lebendigen Protoplasma als solche vorhanden, oder erst beim Sterben oder durch den Einfluss der Reagentien als Zersetzungsprodukte entstanden sind, das ist eine andere Frage.

Hauptsache für die Theorie der Vererbung ist aber, dass das Protoplasma uns stets, ausser physikalischen und chemischen Merkmalen, noch gewisse historische Eigenschaften bietet. Diesen verdankt es grade seine Eigenthümlichkeit. Eine synthetische Darstellung der Eiweisskörper betrachtet wohl Niemand mehr als ein Ding der Unmöglichkeit. Aber ob es je gelingen wird lebendiges Protoplasma auf anderem als auf phylogenetischem Wege entstehen zu lassen, dieses wird begründeten Zweifeln noch wohl lange ausgesetzt bleiben.

Die historischen Eigenschaften verlangen einen molekularen Bau von so komplizirter Natur, dass die jetzige Chemie uns bei unseren Erklärungsversuchen ganz im Stiche lässt. Die Theorie muss somit einstweilen sich damit begnügen, eine Zusammensetzung des Protoplasma aus morphologischen Einheiten anzunehmen. Diese müssen selbstverständlich selbst wieder aus chemischen Molekülen auf-

[1]) Vergl. **Zacharias**, Botan. Zeitung 1883 S. 209.
[2]) Vergl. **Pringsheim**'s Jahrb. Bd. XVI S. 512.

gebaut sein, und unter den letzteren mögen Eiweisskörper eine hervorragende Rolle einnehmen. Daraus aber ableiten zu wollen, das Protoplasma sei selbst ein Eiweisskörper, scheint mir durchaus unberechtigt.

Jene unsichtbaren morphologischen Einheiten sind aber hypothetischer Natur, und wir wollen diesen Gegenstand an dieser Stelle somit nicht weiter verfolgen. Ich wollte nur zeigen, wie uns auch diese Betrachtung zu jener Annahme von Pangenen leitet, welche wir in den beiden letzten Kapiteln dieses Abschnittes zu behandeln haben werden.

§ 3. Elsberg's Plastidule.

Der Versuch, die Erscheinungen der Erblichkeit aus den Eigenschaften der Moleküle der lebendigen Materie zu erklären, wurde am gründlichsten von **Louis Elsberg** und **Ernst Haeckel** durchgeführt. **Elsberg,** welcher die Zellen Plastide nannte, wählte für die konstituirenden Theilchen den Namen Plastidmoleküle oder durch Abkürzung Plastidule [1]). **Haeckel** hielt diesen Ausdruck statt des vielsilbigen Protoplasmamolekül für eine kurze und passende Bezeichnung [2]), und wusste dem Begriffe in seiner Perigenesis der Plastidule allgemeine Berücksichtigung zu verschaffen [3]).

Nach **Elsberg** besteht die lebendige Materie also ganz

---

1) **Louis Elsberg**, Regeneration, or the preservation of organic molecules; a contribution to the doctrine of evolution. Proceed. Assoc. f. the Advancement of Science, Hartford Meeting, August 1874 und **Louis Elsberg**, On the plastidule-hypothesis. Ibid. Buffalo-meeting, August 1876.

2) **E. Haeckel**, Jenaische Zeitschrift f. Med. u. Naturw. VII, Heft 4, 1873 S. 536.

3) **E. Haeckel,** Die Perigenesis der Plastidule, Berlin 1876 p. 35.

aus Plastidulen, welche sich durch Ernährung, Assimilation und Wachsthum derart vermehren, dass immer neue Moleküle mit denselben Eigenschaften wie die bereits vorhandenen entstehen. Bei jeder Zelltheilung gehen diese auf die Tochterzellen über. Die Aehnlichkeit der Kinder mit ihren Eltern, Grosseltern und Vorfahren wird in einfacher Weise dadurch erklärt, dass sie im Wesentlichen aus gleichartigen Plastidulen aufgebaut sind, welche sie ja von ihren Vorfahren her geerbt haben. Alle Individuen einer Art bestehen im Grossen und Ganzen, und abgesehen von etwaigen Varietäten, aus denselben Plastidulen; jede Art aber enthält die Plastidule seiner ganzen Ahnenreihe, besteht also aus mindestens so vielen verschiedenen Plastidulen, als in dieser Ahnenreihe verschiedene Arten vertreten waren. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Arten sind durch ihre Abstammung gegeben und somit stofflich in der Verschiedenheit der Plastidule begründet. Systematische Verwandtschaft beruht auf dem Besitze derselben Plastidule, systematische Differenzen auf dem Vorhandensein verschiedener Moleküle neben der Hauptmasse gleichartiger.

Haeckel, der in seiner Generellen Morphologie noch nicht auf die Bedeutung der Moleküle für die Erblichkeitslehre eingegangen war[1]), hat in seiner oben genannten Schrift den Gedankengang **Elsberg's** weiter ausgeführt. „Die Summe von physikalischen und chemischen Prozessen, welche wir mit einem Worte „Leben“ nennen, ist offenbar in letzter Instanz durch die Molekularstruktur

---

[1]) Nur ganz im Allgemeinen weist **Haeckel** hier auf die Bedeutung „der zahlreichen und feinen Verschiedenheiten in der atomistischen Konstitution der Eiweissverbindungen, welche das Plasma der Plastiden zusammenstellen“, hin. Gen. Morphol. I S. 277.

des Plasson bedingt“ [1]). Im kernlosen Plasson (oder Protoplasten) sind die Plastidule überall gleichartig; in den kernhaltigen sind sie derart differenzirt, dass man zwischen Plasmodulen und Coccodulen (Kernmolekülen) unterscheiden muss. Die Differenzirung des Organismus in Organe und die dadurch erreichte Arbeitstheilung führt **Haeckel** auf eine Arbeitstheilung der Plastidule zurück. Denn diese sondern sich dabei mehr oder weniger, und bringen so die verschiedenen Protoplasmaarten hervor. Die Befruchtung besteht in der Mischung zweier Protoplaste, welche sich durch weitgehende Differenzirung ihrer Plastidule in verschiedenen Richtungen entwickelt haben [2]).

Wir wollen uns auf diesen Theil der Plastidulenlehre beschränken und namentlich nicht auf die Spekulationen über die Wellenbewegung dieser Theilchen eingehen. Unterwerfen wir aber jenen Theil einer Kritik, so können wir in den Vordergrund stellen, dass die Theorie aus zwei Hypothesen besteht:

1. Das Protoplasma besteht aus zahllosen kleinen Einheiten, welche die Träger der erblichen Eigenschaften sind.
2. Diese Einheiten sind den Molekülen gleich zu stellen.

Die erste dieser beiden Hypothesen hat offenbar sehr grosse Vorzüge. Sie erklärt die Haupterscheinungen der Erblichkeit in einfacher Weise, und giebt namentlich von der Selbständigkeit und Mischbarkeit der einzelnen erblichen Eigenschaften in genügendem Grade Rechenschaft. Sie ist identisch mit dem ersten Satze der **Darwin**'schen Pangenesis, wie wir im dritten Kapitel noch des weiteren sehen werden. Ihre ausführliche Besprechung wollen wir also bis dahin verschieben, namentlich auch weil **Elsberg**

[1]) Perigenesis, S. 34.
[2]) l. c. S. 52.

sie um mehrere Jahre später, und auch bei weitem nicht in so scharfer Weise ausgesprochen hat, wie **Darwin**.

Wir wenden uns also jetzt zur Kritik der zweiten These. **Elsberg** spricht sich nirgendwo klar über die Identität seiner Plastidule mit den chemischen Molekülen aus. Er definirt sie als die kleinsten Theilchen, in denen die erblichen Eigenschaften einer Zelle verborgen liegen [1]). Diese Theilchen müssen grösser sein als die Moleküle der gewöhnlichen Eiweisskörper, das gehe aus ihren so viel komplizirteren Eigenschaften hervor. **Haeckel** widmet dieser Identität aber eine ausführliche Besprechung [2]). „Die Plastidule besitzen zunächst alle die Eigenschaften, welche die Physik den hypothetischen Molekülen oder den zusammengesetzten Atomen überhaupt zuschreibt. Mithin ist jedes Plastidul nicht weiter in kleinere Plastidule zerlegbar, sondern kann nur noch in seine konstituirenden Atome zerlegt werden“ u. s. w.

So lange es sich nur um die Erklärung der chemischen Prozesse im Zellenleben handelt, reicht diese Hypothese allerdings in hohem Grade aus. Die Produktion von verschiedenen Verbindungen, wie z. B. von dem rothen Blumenfarbstoff, kann man sich als eine Funktion bestimmter Moleküle des Protoplasma vorstellen. Etwa in derselben Weise, wie die Wirkung der Enzyme oder chemischen Fermente. Sogar die Abscheidung der Cellulose kann man nach deren Analogie zu erklären suchen. Sobald es sich aber um morphologische Vorgänge handelt, lässt uns die Hypothese völlig im Stich, denn die oft versuchte Vergleichung mit der Kristallbildung giebt ja nur eine entfernte Aehnlichkeit.

---

[1]) **Elsberg**, l. c. S. 9.
[2]) Perigenesis, l. c. S. 35, 36.

Völlig unbrauchbar ist aber die Hypothese gegenüber dem eigentlichen Attribute des Lebens, dem Wachsthum durch Assimilation. Es leuchtet ein, dass jeder Versuch, die Lebensvorgänge aus den Eigenschaften der chemischen Moleküle zu erklären, diese Erscheinung in erster Linie zu berücksichtigen hat. Aber im grossen Reiche des Leblosen giebt es dafür keine Analogie. Die chemischen Moleküle wachsen nicht derart, dass sie nachher in zwei, dem ursprünglichen gleiche Moleküle zerfallen können. Sie assimiliren nicht, und sind einer selbständigen Vermehrung in diesem Sinne nicht fähig. Sie besitzen überhaupt keine Eigenschaften, aus denen man schon jetzt das Wachsthum durch Assimilation auch nur hypothetisch erklären könnte.

Hier liegt die grosse Schwierigkeit der Plastidulenhypothese. Allerdings sagt **Haeckel**: „Ausser den allgemeinen physikalischen Eigenschaften, welche die heutige Physik und Chemie den Molekülen der Materie im Allgemeinen zuschreibt, besitzen nun die Plastidule noch besondere Attribute, welche ihnen ausschliesslich eigenthümlich sind, und das sind, ganz allgemein gesagt, die Lebenseigenschaften, durch welche sich überhaupt das Lebendige vom Todten, das Organische vom Anorganischen in der hergebrachten Anschauung unterscheidet." Es leuchtet aber sofort ein, dass durch eine solche Hülfshypothese die Bedeutung der ganzen Hypothese umgeändert wird. Denn mit demselben Rechte könnte man sagen, die Plastidule seien keine Moleküle im Sinne der Physik, sondern sie unterscheiden sich von ihnen grade durch die Lebenseigenschaften.

Es wäre leicht, die Plastidulenhypothese in dieser Richtung weiter zu kritisiren. Sie führt zu reinen Spekulationen. Den Atomen müssen wir nach **Haeckel** Empfin-

dung und Willen beilegen [1]). Die Plastidule besitzen nach seiner Theorie Gedächtniss; diese Fähigkeit fehle allen anderen Molekülen [2]). Auch auf die Wellenbewegung der Plastidule wollen wir nicht eingehen.

Uns kommt es nur darauf an, zu zeigen, dass der Versuch, schon jetzt die Lebenserscheinungen auf die Eigenschaften der Moleküle der lebendigen Materie zurückzuführen, mindestens verfrüht ist. Man muss sich entweder mit **Elsberg** auf solche Folgerungen beschränken, welche sich auch aus der Keimchenhypothese **Darwin**'s ableiten lassen, oder man ist gezwungen, an Stelle von Erklärungen überall Hülfshypothesen aufzustellen. Wählen wir aber den ersteren Weg, so gelangen wir von selbst zu der Annahme unsichtbarer Einheiten von höherer Ordnung als die Moleküle der Chemie und von so komplizirter Zusammensetzung, dass jede aus einer grossen Anzahl von chemischen Molekülen zusammengesetzt sein muss. Diesen Einheiten müssen wir Wachsthum und Vermehrung als bis jetzt unerklärliche Eigenschaften zuschreiben. In gleich unerklärter Weise müssen wir weiter annehmen, dass sie das stoffliche Substrat der erblichen Eigenschaften sind. Lassen wir das unerklärt, so können wir vieles Andere uns klar machen. Auf die Moleküle der Protoplasma zurückgehen können wir dann aber nicht.

Somit können für uns die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften nicht mit den Molekülen der Chemie identisch sein, sie müssen als aus diesen aufgebaute, viel grössere, wenn auch unsichtbar kleine Einheiten aufgefasst werden.

Auf diese Einheiten den Namen Moleküle oder lebendige

---

[1]) **Haeckel**, l. c. S. 38.
[2]) l. c. S. 40.

Moleküle anzuwenden, scheint mir nicht erlaubt. Solches kann nur zu Verwirrungen und Missverständnissen führen, und geschieht thatsächlich auch wohl nur aus Mangel an einer einfachen Bezeichnung. Als solche dürfte sich aber der in der Einleitung vorgeschlagene Name „Pangene" empfehlen.

Zweites Kapitel.

Die hypothetischen Träger der Artcharaktere.

§ 4. Einleitung.

Weitaus die meisten Forscher nehmen an, dass die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften Einheiten sind, deren jede, aus zahlreichen chemischen Molekülen aufgebaut, überhaupt ein Gebilde anderer Ordnung ist als diese.

Wachsthum durch Assimilation und Vermehrung durch Theilung nimmt man für sie stets an. Aus diesem Grunde sind sie, wie bereits **Darwin** bemerkte, eher den kleinsten bekannten Organismen, als den wirklichen Molekülen an die Seite zu stellen. Auf die Erklärung dieser Eigenschaften wird nicht eingegangen; sie werden einfach als Thatsache hingenommen. Die Theorie der Vererbung bedarf dieser Erklärung auch nicht; sie kann einstweilen als Aufgabe für eine spätere Theorie des Lebens hingestellt werden.

Eine zweite Annahme über die Natur jener hypothetischen Einheiten ist noch erforderlich. Sie bezieht sich auf ihre Beziehung zu den erblichen Eigenschaften. In welcher Weise diese durch den Aufbau der Träger bestimmt werden, darüber werden bis jetzt keine Annahmen gemacht, denn auch dieser Ausarbeitung bedarf die Theorie der

Vererbung vorläufig nicht. Es handelt sich nur um die Frage, ob die Einheiten Träger der ganzen Artcharaktere oder der einzelnen erblichen Eigenschaften sind. **Spencer** und **Weismann** sind die Hauptvertreter der ersteren Ansicht, **Darwin**'s Pangenesis nimmt die letztere an.

Wir haben jetzt diese verschiedenen Meinungen einer vergleichenden Kritik zu unterwerfen. Es handelt sich dabei vorwiegend um die Frage, inwiefern die Hypothesen selbst, wie sie soeben geschildert wurden, und ohne weitere Hülfshypothesen zu einer Erklärung der Erscheinungen der Erblichkeit führen können.

§ 5. Spencer's physiologische Einheiten.

In seinem berühmten Systeme der synthetischen Philosophie hat **Herbert Spencer** wohl zum ersten Male den Versuch gemacht, eine stoffliche Vorstellung der Erblichkeit zu schaffen. Seine Prinzipien der Biologie, welche den zweiten und dritten Band jenes Systemes bilden, erschienen 1864 und 1867, also noch vor der Veröffentlichung von **Darwin**'s Pangenesis (1868). Sein Gedankengang ist im Wesentlichen der folgende.

Die Knospenbildung aus Blättern u. s. w. lehrt uns, dass die lebendigen Theilchen dieser Organe das Vermögen der Reproduktion besitzen, und dasselbe zeigt bei Thieren der Ersatz verlorener Glieder. Diese Theilchen können nun nicht die Zellen selber sein, denn auch manche Zellen können verlorene Theile ersetzen. Ebenso wenig können es die chemischen Moleküle sein, da diese viel zu einfach gebaut sind für die Erklärung aller morphologischen Differenzen. Es müssen also Einheiten sein, welche zwischen jenen beiden Grössen stehen, unsichtbar kleine, aber aus

zahllosen Molekülen zusammengesetzte Einheiten. **Spencer** nennt diese physiological units[1]).

Jede solche Einheit vergegenwärtigt den ganzen Artcharakter; kleine Verschiedenheiten in ihrem Baue bedingen die Differenzen zwischen verwandten Arten (S. 183).

Eine Schwierigkeit empfindet **Spencer** bei der Erklärung der Befruchtung. Diese hat ja keinen Sinn, wenn zwischen den beiden sich mischenden Gruppen von physiologischen Einheiten nicht irgend eine Differenz obwaltet. Somit nimmt er an, dass auch die Einheiten verschiedener Individuen in geringem Grade ungleich sind. Es folgt dann aber, dass in dem Kinde die beiden Arten von Einheiten der beiden Eltern gemischt sind, im Kleinkinde die vier verschiedenen Einheiten seiner Grosseltern u. s. w. Auf diesem Wege würde man grade zu dem Gegentheile gelangen von dem, was man anfangs angenommen hat, nämlich die Gleichartigkeit aller Einheiten in demselben Individuum (S. 253, 254 und 267).

Um sich aus dieser Schwierigkeit zu retten, weist **Spencer** auf die Bastarde. In diesen sind die physiologischen Einheiten zweier Arten gemischt. Aber die Bastarde pflegen in folgenden Generationen nicht konstant zu bleiben, sondern in die elterlichen Formen zurückzukehren. Die ungleichartigen physiologischen Einheiten setzen sich der Mischung also entgegen, sie stossen einander ab, und suchen jede mit Ausschluss der andersartigen das ganze Individuum zu bilden (S. 268). In derselben Weise schliessen nun auch bei der normalen Befruchtung die ungleichen physiologischen Einheiten einander aus, und in dieser Weise wird die Gleichförmigkeit innerhalb jeden Individuums in hinreichender Weise gesichert.

[1]) **H. Spencer**, Principles of Biology. Vol I, 2. Aufl. S. 180—183.



Die physiological units vermehren sich auf Kosten der Nährstoffe (S. 254), und erzeugen dabei in der Regel völlig gleiche neue Einheiten. Unter dem Einflusse äusserer Umstände erleiden sie aber bisweilen geringe Aenderungen bei dem Vorgange der Vermehrung, und dieses ist die Ursache der Variabilität (S. 287). Durch die Befruchtung wird das in dieser Weise gestörte Gleichgewicht aber wieder hergestellt (S. 289).

Auf dieser Grundlage lässt sich die Erblichkeit leicht erklären, sie beruht darauf, dass dem Kinde vom Vater und von der Mutter die, seine Eigenschaften bedingenden stofflichen Einheiten mitgegeben werden. Vorherrschende Aehnlichkeit des Kindes mit einem seiner beiden Eltern beruht auf dem Vorwalten der betreffenden physiologischen Einheiten; Atavismus auf dem Vorhandensein der von dem betreffenden Vorfahren ererbten Einheiten. Viele andere Erscheinungen werden von **Spencer** in ähnlicher einfacher Weise erklärt.

Spencer's Theorie hat ohne Zweifel die Vorzüge eines klaren, in sich abgeschlossenen Systemes. Aber dem in unserem ersten Abschnitte entwickelten Gedankengange trägt sie keine Rechnung. Geht man von jenen allgemeinen Betrachtungen aus, so kann sie somit nicht befriedigen. Namentlich die Organdifferenzirung kann sie nicht in genügender Weise erklären, und der Versuch, sie mit dieser in Uebereinstimmung zu bringen, würde ihre Grundlage als unberechtigt erkennen lassen. Da solches aber auch von **Weismann**'s Theorie der Ahnenplasmen gilt, so verweise ich den Leser in Bezug hierauf auf den Schluss des nächsten Paragraphen.

§ 6. Weismann's Ahnenplasmen.

In einer Reihe von gedankenreichen Schriften hat **August Weismann** in dem letzten Jahrzehnte die allgemeine Theilnahme des wissenschaftlichen Publikums für die prinzipiellen Fragen der Erblichkeit rege zu machen gewusst. Er basirt sich dabei auf die neuesten Errungenschaften auf dem Gebiete der Zellenlehre und des Befruchtungsprozesses.

Ausgehend von der Ueberzeugung, dass die Entstehung der Kinder aus stofflichen Theilchen ihrer Eltern die Ursache der Erblichkeit ist und dass im molekularen Bau des Protoplasma im Grunde die Lösung des grossen Räthsels zu suchen sei, sucht er sich von diesem Baue eine bestimmte Vorstellung zu machen. Er geht davon aus, dass bei niederen Organismen, welche noch keine geschlechtliche Differenzirung besitzen, das Keimplasma eines jeden Individuums noch völlig gleichartig sein muss. Bei der Befruchtung muss aber eine Mischung der beiden elterlichen Keimplasmen stattfinden, und so finden sich im Kinde zwei, im Kleinkinde vier Arten von Keimplasma gemengt[1]). In den Kindern der ersten geschlechtlich erzeugten Generation werden die beiden Arten von Keimplasma jedes nur in halber Menge enthalten sein, in den Kleinkindern nur in einem Viertel der ursprünglichen Menge. In jeder folgenden Generation wird das Keimplasma also aus einer grösseren Zahl von unter sich ungleichen Einheiten, den sogenannten Ahnenplasmen, bestehen. Dieses kann aber nur so lange zunehmen, bis die Zahl der Ahnenplasmen die der kleinsten Einheiten der ganzen Ver-

---

[1]) **A. Weismann**, Ueber die Zahl der Richtungskörperchen, 1887 S. 30.

erbungssubstanz erreicht. Diese Einheiten, anfänglich unter sich ganz gleich, sind es jetzt nicht mehr, sie tragen aber jede in sich die Tendenz, unter gewissen Verhältnissen die gesammten Eigenschaften der betreffenden Ahnen auf den neuen Organismus zu übertragen.

Wenn nun bei Arten mit derart zusammengesetztem Keimplasma geschlechtliche Fortpflanzung stattfindet, — und alle lebenden sexuell differenzirten Arten müssen offenbar dieses Stadium längst erreicht haben, — so kann eine weitere Vermehrung der Ahnenplasmen im Keimplasma nicht mehr stattfinden. Es muss somit von Zeit zu Zeit die Zahl der Ahnenplasmen reduzirt werden. In der Abtrennung der Richtungskörperchen von dem Eie vor der Befruchtung erblickt er einen Prozess, dessen Aufgabe grade diese Reduktion ist [1]).

Diese Verminderung der Erbstücke im Ei, wie sie **Weismann** nennt, ist offenbar eine nothwendige Folge von der ursprünglichen Annahme der Gleichförmigkeit des Keimplasmas. Es ist sehr lehrreich, dass zwei so hervorragende Denker wie **Spencer** und **Weismann**, von derselben Hypothese ausgehend, zu einer im Prinzipe gleichen Hülfshypothese gelangt sind. Man darf daraus wohl schliessen, dass, wer die letztere nicht annehmen will, auch das Prinzip der Gleichförmigkeit des Keimplasmas aufgeben muss.

Weismann hat seine Theorie in klarer Weise mit den Resultaten der Zellenforschung in Verbindung gebracht. Er nimmt an, dass der Kern das Wesen seiner Zelle beherrsche und bestimme, und dass also für sämmtliche Funktionen der Zelle die stofflichen Träger der erblichen

---

[1]) l. c. S. 32 ff.

Eigenschaften im Kerne liegen müssen. Er nimmt weiter an, dass diese letzteren in dem chromatischen Faden des Kernes reihenweise angeordnet sind, und weist darauf hin, wie bei dieser Annahme durch die Längsspaltung der Kernschleifen die erblichen Anlagen alle getheilt, und jede den beiden Tochterzellen zugewiesen werden müssen.

Auf diesen und ähnlichen Vorstellungen fussend, behandelt er auch die Frage nach der Ursache der Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Organen eines Individuums. Es ist klar, dass diese Frage eine grosse Schwierigkeit der Theorie bildet. Denn die Annahme von den Ahnenplasmen, deren jedes die gesammten Eigenschaften eines Individuums vergegenwärtigt, kann an sich eine Antwort nicht geben, namentlich in Verbindung mit der soeben erwähnten These, dass die Natur des Kernes die Eigenschaften seiner Zelle bestimmt.

Sehen wir zu, welche Hülfshypothese **Weismann** wählt. Die Theorie der Vererbung fordert, dass auf den Keimbahnen[1]) die Vollständigkeit des Keimplasmas gewährt bleibe. Denn jede Eizelle und jede Knospe erhält im Grunde dieselben erblichen Anlagen, wie die Keimzellen der vorherigen Generation. Auf allen Generationsfolgen von Zellen, welche von einer Eizelle zu den nächstfolgenden Keimzellen führen, und das sind ja die Keimbahnen, muss also das Keimplasma dasselbe bleiben. In allen übrigen Zellen aber, welche nicht zu reproduktionsfähigen Organen gehören, braucht solches nach **Weismann** nicht der Fall zu sein. Im Gegentheil, aus der einseitigen Differenzirung dieser Zellen glaubt er auf eine entsprechende Reduktion ihres Keimplasmas schliessen zu müssen. Jede somatische

[1]) Vergl. den ersten Abschnitt des zweiten Theils.

Zelle erhalte bei ihrer Entstehung nur diejenigen erblichen Anlagen, deren sie selbst und ihre Nachkommen bedürfen werden.

Gegen diese Annahme sind von verschiedenen Seiten Bedenken erhoben worden, und einige davon werden wir in unserem Abschnitte über die Zellularstammbäume ausführlicher schildern. Hier aber müssen wir auf die prinzipielle Seite der Frage eingehen, nämlich auf die Beziehung der Hülfshypothesen zum Prinzipe unseres Autors selbst.

Das Prinzip ist die Annahme von Einheiten, deren jede die sämmtlichen oder doch nahezu sämmtlichen erblichen Eigenschaften der Art zu reproduziren vermag. Es gebe für jedes Individuum nur eine Vererbungssubstanz, nur einen materiellen Träger der Vererbungstendenzen [1]. Allerdings ist dieser aus unter sich in geringem Grade verschiedenen Ahnenplasmen zusammengesetzt. Einer übermässigen Anhäufung verschiedenartiger Vererbungstendenzen müsse nothwendig durch irgend welche Einrichtungen vorgebeugt werden. Die Differenzirung der Organe fordert aber, wie wir in unserem ersten Abschnitte gesehen haben, die Theilbarkeit jener kleinsten Einheiten des Keimplasmas, und zwar in genau demselben hohen Grade, welchen die Verschiedenheiten der einzelnen Glieder und Zellen eines Organismus selbst erreichen. In den somatischen Zellen muss das Keimplasma somit allmählig in jene Komponenten zerlegt werden, und diese sind somit die Träger der einzelnen erblichen Eigenschaften.

Erlauben wir uns für einige Augenblicke auf dieser Folgerung weiter zu bauen, ohne die Hauptannahme zu berücksichtigen. Dann muss offenbar das Keimplasma

[1]) Ueber die Zahl der Richtungskörper, S. 29.

überall aus diesen selben Komponenten bestehen, und sowohl bei den niedersten, der Befruchtung nicht theilhaften Organismen, wie in den Keimzellen der höheren Pflanzen und Thiere müssen wir als stoffliche Grundlage der Erblichkeit zahlreiche, den einzelnen erblichen Eigenschaften entsprechende, mit einander nicht untrennbar verbundene stoffliche Träger annehmen. Diese Annahme macht aber die der Ahnenplasmen völlig überflüssig. Ebenso liegt kein Grund mehr vor anzunehmen, dass die Ahnenplasmen nach der Befruchtung getrennt neben einander im Kerne liegen würden, viel wahrscheinlicher ist es, dass ihre einzelnen Komponenten sich hier mischen werden. Es ist leicht einzusehen, dass dabei die ganze Hülfshypothese einer gelegentlichen Reduktion der Zahl der Ahnenplasmen hinfällig werden kann.

Mit einem Worte: Unter Berücksichtigung der Organdifferenzirung leitet **Weismann**'s Theorie von selbst zu der ganz entgegengesetzten Annahme von einzelnen stofflichen Trägern für die einzelnen erblichen Eigenschaften.

§ 7. Nägeli's Idioplasma.

In seiner mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammung hat **Nägeli** vor einigen Jahren den Begriff des Idioplasmas aufgestellt [1]). Im Gegensatze zum übrigen Protoplasma ist es der Träger der erblichen Eigenschaften. Jede wahrnehmbare Eigenschaft ist als Anlage in ihm vorhanden; in jedem Individuum derselben Art, ja in jedem Organe einer Pflanze ist es etwas anders zusammengesetzt. Es ist nicht auf den Kern beschränkt, sondern

[1]) C. v. **Nägeli**, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre 1884, S. 21—31.

durchzieht den ganzen Protoplasten als vielfach gewundener Strang. Alle Querscheiben in diesem Strange sind sich gleich, jede enthält alle erblichen Anlagen. Daher bei der Zelltheilung die Tochterzellen, mit ihrem Theile des Stranges, auch alle erblichen Anlagen mit bekommen.

Die Beschaffenheit des Idioplasmas wird durch seine molekulare Zusammensetzung bestimmt, und namentlich durch die Anordnung seiner kleinsten Theilchen. Diese sind zu Schaaren vereinigt, welche wiederum zu Einheiten höherer Ordnung verbunden sind. Diese letzeren stellen die Anlagen für die Zellen, Gewebssysteme und Organe dar. Das Idioplasma ist eine ziemlich feste Substanz, in welcher die kleinsten Theilchen durch die in dem lebenden Organismus wirksamen Kräfte keine Verschiebung erfahren, denn grade die gegenseitige Anordnung der Moleküle bedingt die Natur der erblichen Anlagen.

Im Idioplasma sind die Merkmale, Organe, Einrichtungen und Funktionen, die alle uns nur in sehr zusammengesetzter Form wahrnehmbar sind, in ihre wirklichen Elemente zerlegt. Diese Elemente sind offenbar die einzelnen erblichen Anlagen, durch deren mannigfach wechselnde Zusammenfügung die sichtbaren Eigenschaften entstehen. Diese Elemente selbst werden von **Nägeli** aber nicht scharf in den Vordergrund gestellt, es kommt ihm mehr darauf an, zu betonen, dass auch ihre Eigenschaften durch ihren molekularen Bau bedingt sind, und dass sie selbst wieder durch ihre gegenseitige Aneinanderlagerung das ganze Idioplasma aufbauen.

Rücksichtlich der Anordnung der Elemente im Idioplasma, sowie bezüglich der Frage, wie das Idioplasma seine Anlagen zur Entfaltung bringe, lassen sich aus der Theorie keine bestimmte Folgerungen ableiten; hier ist den

Hypothesen noch ein weites Feld geöffnet [1]). Ueberhaupt ist aber die feste gegenseitige Anordnung der Elemente der wichtigste Punkt, in welchem **Nägeli** von seinen Vorgängern abweicht. Weder **Spencer** noch **Weismann** gehen auf diese Frage ein, und **Darwin**'s Pangenesis nimmt grade eine verhältnissmässig lose Verbindung jener Elemente an, eine derartige wenigstens, welche einer gegenseitigen Durchdringung und Mischung kein Hinderniss entgegenstellt. Die Frage, wie sich die Idioplasmastränge der beiden Eltern bei der Befruchtung vereinigen, wird von **Nägeli** auch nur kurz berührt [2]), und die ganze Darlegung dieses Gegenstandes zeigt die grossen Schwierigkeiten, welche die Hypothese von dem festen Zusammenhange des Idioplasmas bietet.

Nägeli's Theorie erklärt uns das Wachsthum durch Assimilation und die Vermehrung der stofflichen Träger der Erblichkeit ebenso wenig wie jede andere Theorie. Dass die Eigenschaften jener Elemente durch ihren molekularen Aufbau gegeben sind, ist ebenso wenig ein Vorzug seiner Theorie, es ist eine aus unseren allgemeinsten Begriffen abgeleitete Folgerung, welche sich auf die hypothetischen Einheiten einer jeden Vererbungstheorie mit gleichem Rechte anwenden lässt. Wie aber jener molekulare Bau die erblichen Anlagen erklärt, darüber erfahren wir hier selbstverständlich ebenso wenig wie bei den anderen Theorien. Es ist eine schwache Seite des **Nägeli**'schen Werkes, dass diese bis jetzt unerklärlichen Thatsachen nicht klar als solche bezeichnet werden, und dass die gemeinschaftliche Basis der verschiedenen Theorien nicht einfach als solche hingestellt wird.

[1]) l. c. S. 68.
[2]) l. c. S. 215—220.

§ 8. Allgemeine Betrachtungen.

Meiner Ansicht nach beweisen die oben kurz geschilderten Theorien klar, dass der Grundgedanke der Pangenesis, differente stoffliche Träger für die einzelnen erblichen Eigenschaften, nicht zu umgehen ist. **Spencer,** welcher vor **Darwin** schrieb, hatte diesen Gedanken nicht, ihm war es unmöglich, eine befriedigende Erklärung der Organdifferenzirung zu geben. **Weismann**'s Theorie leitete, wie wir bereits gesehen haben, ihren Urheber selbst in dieser Richtung, und zwang ihn, eine Theilbarkeit seines Keimplasma in diesem Sinne mehr oder weniger klar zu zugeben. Und auch **Nägeli**'s Idioplasma ist im Grunde aus jenen Elementen aufgebaut.

Je genauer wir diese Theorien betrachten, um so mehr werden wir finden, dass ihre Leistungsfähigkeit in jener implicite gemachten Annahme liegt, während ihre Schwierigkeiten zum grössten Theil durch die übrigen Hypothesen entstehen. Nennen wir die stofflichen Träger der einzelnen erblichen Eigenschaften, aus denen man sich die physiologischen Einheiten, die Ahnenplasmen und das Idioplasma zusammengesetzt denken muss, einstweilen ihre Elemente, so reicht offenbar die Annahme solcher Elemente an sich hin, um die Thatsache der Erblichkeit zu erklären. Die vorherrschende Aehnlichkeit der Kinder mit einem der beiden Eltern, und die Erscheinungen des Atavismus werden uns dadurch ohne weitere Annahmen verständlich.

Die von **Spencer** und **Weismann** als nothwendig betonte Folgerung ihrer Theorie, die Reduktion der Zahl der Einheiten, welche der erstere durch gegenseitige Abstossung, der letztere durch die Richtungskörper zu Stande kommen lässt, ist eine Schwierigkeit, welche aus dem von

beiden Denkern angenommenen Verbande der „Elemente“. nicht aus der Annahme dieser selbst hervorgeht. Lässt man die Gruppirung der Elemente zu Einheiten oder Ahnenplasmen fallen, so ist eine solche Reduktion völlig überflüssig geworden, da die einzelnen Elemente sich nach der Befruchtung im Ei in ähnlicher Weise anordnen können, als vorher im Ei und in der Spermazelle. Und die Erscheinungen des sogenannten Art-atavismus, in denen die Arten latente Eigenschaften behalten, welche sie von ihren Vorfahren geerbt haben, wie z. B. die Primula acaulis caulescens, zeigen, dass latente Eigenschaften nicht abgeworfen zu werden brauchen, sondern durch Tausende von Generationen behalten werden können. Im Idioplasma ist die feste Verbindung der „Elemente“ am weitesten ausgearbeitet. Aber grade daran scheitert dann auch jeder Versuch, die Hypothese mit den Vorgängen der Befruchtung und der Bastardirung in Einklang zu bringen. Denn diese Prozesse lehren uns, dass die erblichen Anlagen mischbar sind, die Idioplasmastränge sind dieses aber nicht.

Die Variabilität lehrt uns, dass die einzelnen Anlagen unabhängig von anderen sich bedeutend vermehren, und andererseits fast verschwinden können. Und bei der Artenbildung ist dieses Vermögen im grossartigsten Maassstabe ausgenützt worden. Im festen Verbande des Idioplasmas dürfte ein solches Benehmen der einzelnen „Elemente“ aber im höchsten Grade erschwert, wenn nicht gar unmöglich sein.

Den festen Verband der „Elemente“ zu physiologischen Einheiten, Ahnenplasmen oder Idioplasma können wir also nicht aufrecht halten. Er leitet nicht nur in den hervorgehobenen Fällen, sondern fast überall zu Widersprüchen mit den Thatsachen, oder doch zu überflüssigen Annahmen. Grade auf diesen Verband haben aber die

Urheber dieser Theorien das grösste Gewicht gelegt, die Annahme der „Elemente“ haben sie nirgendwo als selbständige Annahme hervorgehoben und von ihren übrigen Hypothesen getrennt betrachtet.

Lassen wir diesen Verband fallen, so ist der Kern aller Theorien derselbe, wie der der Pangenesis, wie im Anfange dieses Paragraphen bereits hervorgehoben wurde.

Drittes Kapitel.

Die hypothetischen Träger der einzelnen erblichen Eigenschaften.

§ 9. Einleitung.

Die im ersten Abschnitt niedergelegten Ansichten über das Wesen der Erblichkeit führten uns zu der Ueberzeugung, dass die erblichen Eigenschaften Einheiten sein müssen, welche in hohem Grade selbständig, und in den verschiedensten Gruppirungen in der Natur zusammengestellt sind.

Andererseits leitete uns eine kritische Betrachtung der bisher besprochenen Theorien dazu, in allen einen mehr oder weniger scharf ausgebildeten Kern zu erkennen, welcher für die einzelnen erblichen Eigenschaften stoffliche Träger annimmt. Diesen Kern herauszuschälen war unsere Aufgabe, ihre Berechtigung war durch jene Ansichten gegeben. Während die Lösung dieser Aufgabe uns aber bisher nur mit Mühe gelang, liegt in **Darwin**'s Pangenesis grade dieser Kern offen zu Tage.

Die Annahme der differenten stofflichen Träger der einzelnen erblichen Eigenschaften wurde von **Darwin** zum

ersten Male ausgearbeitet. Die grossen Erscheinungen der Natur, welche diese Annahme fordern, und von denen ich im ersten Abschnitt nur ein schwaches Bild entwerfen konnte, wurden von ihm klar erfasst und in meisterhafter Weise zusammengestellt. Das ganze Werk über das Variiren der Pflanzen und Thiere läuft gleichsam auf die Begründung dieses Grundgedankens aus, den er dann in der Pangenesis weiter ausgearbeitet und mit den widerstrebenden Erfahrungen in Einklang zu bringen gesucht hat.

Merkwürdig ist, dass **Darwin** mit beschämender Bescheidenheit diesen Grundgedanken als eine herrschende Ansicht, nicht als eigene Entdeckung hinstellt. Er hoffte sogar seine Meinung mit **Spencer**'s Theorie identifiziren zu können [1]). Aber so wenig war diese Ansicht herrschend, dass seine Kritiker sie nur in einzelnen Fällen von den Hülfshypothesen getrennt haben, und dass die meisten mit diesen Nebenannahmen auch den Grundgedanken verworfen haben. Doch gehen wir zu der Analyse der **Darwin**'schen Theorie über.

§ 10. Darwin's Pangenesis [2]).

Die sogenannte provisorische Hypothese der Pangenesis besteht, wie bereits in der Einleitung erwähnt, nach meiner Auffassung aus den beiden folgenden Theilen:

I. In den Zellen giebt es zahllose, unter sich verschiedene Theilchen, welche die einzelnen Zellen, Organe, Funktionen und Eigenschaften des ganzen Individuums vergegenwärtigen.

---

[1]) Darwin, Variations II S. 371 Note.

[2]) Die wichtigsten Sätze aus diesem Paragraphen habe ich bereits in der Einleitung zusammengestellt (S. 1—6); eine Wiederholung lässt sich aber nicht gut vermeiden.

Diese Theilchen sind viel grösser als die chemischen Moleküle und kleiner als die kleinsten bekannten Organismen[1]; jedoch am meisten mit den letzteren vergleichbar, da sie sich, wie diese, durch Ernährung und Wachsthum theilen und vermehren können.

Sie können durch zahllose Generationen unthätig bleiben, und sich dann dementsprechend nur schwach vermehren, um später einmal wieder aktiv zu werden, und anscheinend verlorene Eigenschaften zur Ausbildung gelangen zu lassen (Atavismus).

Sie gehen bei der Zelltheilung auf die Tochterzellen über; dieses ist der gewöhnliche Vorgang der Vererbung.

II. Ausserdem sondern aber die Zellen des Organismus in jedem Entwickelungsstadium solche Theilchen ab, welche den Keimzellen zugeführt werden und diesen jene Eigenschaften mittheilen, welche die betreffenden Zellen während ihrer Entwickelung etwa erworben haben.

Diese beiden Theile müssen getrennt von einander betrachtet werden. Sie verdienen dieses um so mehr, als ihre Bedeutung bis jetzt allgemein verkannt wurde.

Die hypothetischen „Theilchen" hat **Darwin**, wegen der im ersten Hauptsatze erwähnten Analogie, „gemmules" oder „Keimchen" genannt. Ein unglücklich gewählter Ausdruck, der viel dazu beigetragen hat, seiner Theorie unüberwindliche Schwierigkeiten zu bereiten. Sie hat bei vielen Lesern die Vorstellung von „vorgebildeten Keimchen" wachgerufen, welche doch der **Darwin**'schen Auffassung nicht im entferntesten entspricht. Im Gegentheil müsste man nach dem zweiten Hauptsatze sagen, dass sie erst nach der Erwerbung bestimmter Eigenschaften, oder höchstens

---

[1]) Darwin, Variations II S. 372.

gleichzeitig mit diesen entstünden. Doch wollen wir darauf nicht weiter eingehen.

Weitaus die meisten Forscher haben in ihrer Kritik nur den zweiten Hauptsatz berücksichtigt. Wo von Pangenesis die Rede ist, wird für gewöhnlich nur diese Hypothese gemeint. Die ganze Theorie wird mit dieser Hülfsannahme identifizirt, der Transport der Keimchen als die Hauptsache betrachtet.

Ich gestehe, dass, wenn man jenes Kapitel oberflächlich liest, es leicht diesen Eindruck macht. Aber wenn man es zu wiederholten Malen aufmerksam liest, tritt immer mehr die Transporthypothese in den Hintergrund, der in dem ersten Hauptsatze wiedergegebene Grundgedanke aber in den Vordergrund.

Es liegt dieses zum Theil in der Schwierigkeit, sich sogleich in die grossen Gedanken des genialen Forschers einzuleben, zum Theil aber auch in dem bereits hervorgehobenen Umstande, dass **Darwin** selbst die ersten Sätze als selbstverständlich und allgemein bekannt hinstellt, und nur den letzten als seine eigene Hypothese vorführt[1]).

Die Annahme des Keimchentransportes, welche schon von **Darwin** selbst, namentlich für Pflanzen, in hohem Grade beschränkt war, ist so oft und mit so vielem Scharfsinn bestritten worden, dass es überflüssig wäre, sie hier weiter zu kritisiren. Namentlich hat **Weismann** sich das grosse Verdienst erworben zu zeigen, wie wenig sie von gut bekannten Thatsachen und gesicherten Erfahrungen gefordert wird. Die von **Darwin** zusammengestellten Fälle, welche sie zu fordern schienen [2]), waren ja Ausnahmen, und

---

[1]) Auch in seinen Briefen legt er den meisten Nachdruck auf diesen Theil. Vergl. Life and Letters of **Charles Darwin**, Vol. III S. 72—120.

[2]) Die bekannten Versuche von **Brown-Séquard**, welche so oft

ihre Glaubwürdigkeit ist von **Weismann** tief erschüttert worden [1]). Ich glaube somit hier nur auf die Schriften dieses Forschers hinzuweisen zu haben [2]).

Befreit von der Hypothese des Keimchentransportes erscheint uns nun die Pangenesis in reinster Form. Sie ist die Annahme besonderer stofflicher Träger für die verschiedenen erblichen Eigenschaften. Zwar spricht sich **Darwin** über das, was er Eine erbliche Eigenschaft nennt, nicht überall deutlich aus, und gelegentlich werden kleine Gruppen von Merkmalen, oder gewisse morphologische Einheiten wohl als solche betrachtet. Aber das liegt in der Unvollständigkeit unserer dermaligen Kenntnisse, welche jetzt noch in vielen Fällen nicht gestatten das Prinzip durchzuführen, denn über dieses selbst ist unser Autor sich völlig klar. Jede Eigenschaft, welche unabhängig von anderen variiren kann, muss nach ihm an einen besonderen stofflichen Träger gebunden sein [3]).

Ueber die Art und Weise, wie diese hypothetischen Träger in den Zellen vereinigt sind, hat **Darwin** sich nicht ausgesprochen, er hebt nur hervor, dass jede sich unabhängig von den anderen vermehren kann, wenn auch häufig, wie die Erscheinungen der Variabilität lehren, diese Ver-

als Stützen für die Lehre von der Erblichkeit erworbener Eigenschaften angeführt werden, wurden von **Darwin** selbst als seiner Hypothese des Keimchentransportes entgegenstehend betrachtet. Vergl. **Darwin**, Variations II S. 392.

[1]) **A. Weismann**, Ueber die Vererbung 1883; **Derselbe**, Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie, 1886 S. 93 u. s. w.

[2]) Auch die sogenannten Propfhybride und die Angaben über einen Einfluss des männlichen Elementes auf die den Keim umgebenden Theile beweisen nach meiner Ansicht die Nothwendigkeit der Annahme eines Transportes nicht. Vergl. den zweiten Theil, Abschnitt IV § 5.

[3]) Darwin, Variations 2. Ed. 1875 II S. 378.

mehrung in kleinen Gruppen von Trägern gleichzeitig stattfindet.

In der Einleitung habe ich die Gründe genannt, welche mich bestimmen, den Namen „Keimchen“ aufzugeben. Er ist, in Aller Vorstellung, zu sehr mit der Transporthypothese verbunden. Es sei mir gestattet, die hypothetischen Träger der einzelnen erblichen Anlagen mit einem neuen Namen zu belegen und Pangene zu nennen[1]).

§ 11. Kritische Betrachtungen.

Unter **Darwin**'s Kritikern verdient in erster Linie **Hanstein** genannt zu werden. Denn Keiner hat von der Pangenesis eine so klare und richtige Würdigung gegeben wie er, Keiner in so deutlicher Weise die Schlüsse, zu denen sie leitet, auseinandergesetzt. Leider musste **Hanstein**, durch seine besondere Geistesrichtung, diese Folgerungen, und somit auch die ganze Theorie, verwerfen[2]).

Hanstein verwirft zunächst mit gutem Grunde den Namen Keimchen und nennt die **Darwin**'schen Einheiten Mikroplaste oder Archiplaste. Und indem er die Transporthypothese leugnet, schliesst er aus der Pangenesis[3]): „Man müsste sogar die Hypothese machen, dass jede Zelle des ganzen Pflanzenleibes bei ihrer Entstehung sofort von ihrer Mutterzelle mit jeder Art von Archiplasten beschenkt werde“[4]). Die Richtigkeit dieser Folgerung wird wohl jetzt von allen Lesern als nothwendige Konsequenz der Annahme der Archiplaste zugegeben werden, wie denn auch diese in

[1]) Vergl. die Einleitung S. 6.

[2]) J. **Hanstein**, Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen in Botan. Abhandl. Bd. IV Heft 3 1882.

[3]) l. c. S. 219.

[4]) l. c. S. 223.

den Ei- und Spermazellen von der einen Generation auf die andere übergeführt werden [1]).

Die Einwände **Hanstein's** möchte ich hier übergehen. Sie beruhen vorwiegend auf seiner Ueberzeugung, dass es unerlässlich sei, für die Organismen eine eigene Naturkraft anzunehmen [2]).

Weismann hat sich gegen die Annahme differenter Träger der einzelnen erblichen Eigenschaften in seinem Vortrage über die Vererbung (1883. S. 16) ausgesprochen. Es lässt sich bei dieser Auffassung, nach ihm, nicht absehen, wie diese „Moleküle" genau in derjenigen Kombination beisammen bleiben sollten, wie sie eben das Keimplasma der betreffenden Art ausmacht. Ohne Zweifel ist das die Hauptschwierigkeit, und wie schwer diese wiegt, zeigt uns der Umstand, dass sie die wichtigste Veranlassung zu der Aufstellung der im vorigen Kapitel besprochenen Theorien gewesen ist.

Diese Schwierigkeit ist aber kein Einwand. Allerdings lässt sich nicht angeben, wie die einzelnen Pangene etwa zusammengehalten werden könnten. Aber die neueren Untersuchungen über die Kerntheilung haben uns eine Einsicht in äusserst komplizirte Vorgänge eröffnet, welche offenbar eine gesetzmässige Vertheilung der erblichen Eigenschaften auf die beiden Tochterzellen zum Zweck haben. Es ist nicht anzunehmen, dass wir bereits heute am Ende der Kernforschung stehen sollten, im Gegentheil dürfen die bis jetzt gemachten grossen Entdeckungen in uns die Hoffnung wachrufen, dass noch manche andere verwickelte Vorgänge, von denen wir jetzt keine Ahnung haben, in den Kernen einmal aufgefunden werden können. Die

---

[1]) l. c. S. 219.

[2]) l. c. S. 225.

Thatsache, dass wir nicht wissen, wie die hypothetischen Pangene zusammengehalten werden, ist also kein Einwand gegen diese Annahme. Sie braucht nicht durch Hülfshypothesen beseitigt zu werden, sondern ist einfach dem weiteren Studium der Vorgänge in den Protoplasten und ihren Kernen anheim zu stellen.

Ein vielfach gemachter Einwand ist die Nothwendigkeit, so zahllose differente Pangene anzunehmen [1]). Anscheinend ist allerdings die Annahme von Trägern des ganzen Artcharakters viel einfacher. Es bedarf dann für jede Art nur Einer hypothetischen Einheit. Aber beschränken wir uns nicht auf die Betrachtung Einer Spezies, sondern dehnen wir unsern Blick auf die ganze Organismenwelt aus, so fällt dieser Einwurf, wie bereits im ersten Abschnitte bemerkt, in sich zusammen.

Denn dann müssen wir so viele Einheiten annehmen, als es Arten giebt und gegeben hat, und die Zahl wird unendlich viel grösser. Denn die **Darwin**'schen Einheiten kehren fast jede bei zahlreichen, viele bei nahezu allen Pflanzen oder Thieren zurück, und es reicht eine relativ geringe Anzahl solcher hypothetischen Pangene aus, um durch die verschiedenen möglichen Gruppirungen die gesammten Artunterschiede zu erklären. Im Grunde ist somit die Annahme von Pangenen die einfachste, welche wir machen können, und dieses ist offenbar ein grosser Vorzug.

Eine weitere Vergleichung der Pangenenlehre mit den von anderen Forschern aufgestellten Theorien glaube ich an dieser Stelle unterlassen zu können. Denn sie ist im Grunde in meiner Kritik jener Ansichten enthalten und wird sich

---

[1]) Vergl. **Weismann**, Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung 1886 S. 102 ff.

ferner von selbst aus der im folgenden Paragraphen zu gebenden Ausarbeitung des Grundgedankens ergeben.

§ 12. Schluss.

Die Betrachtungen des ersten und die kritischen Erörterungen des zweiten Abschnittes haben uns dazu geführt, Eine Hypothese über die stoffliche Grundlage der erblichen Eigenschaften als unumgänglich anzuerkennen. Sie ist gewissermassen ein Postulat, zu welchem ein Jeder, der über diese Fragen nachdenkt, mehr oder weniger sicher gelangen muss, und welches wir denn auch in den besten Theorien der Vererbung stets als Kern haben zurückfinden können.

Versuchen wir zum Schlusse diese Hypothese möglichst einfach vorzuführen und die wichtigsten Erklärungen anzudeuten, welche sie uns ohne Hülfshypothesen zu geben im Stande ist.

Im ersten Abschnitt haben wir die Ueberzeugung gewonnen, dass die erblichen Anlagen selbständige Einheiten sind, aus deren zahllosen verschiedenen Gruppirungen die Artcharaktere hervorgehen. Jede solche Einheit kann unabhängig von den andern variiren, jede kann, in unseren Kulturversuchen, für sich Gegenstand experimenteller Behandlung sein.

Die erblichen Eigenschaften sind gebunden an die lebendige Materie; die Erblichkeit beruht darauf, dass die Kinder aus einem stofflichen Theile ihrer Eltern entstehen. Die sichtbaren Merkmale der Organismen werden durch die unsichtbaren Eigenschaften der lebendigen Materie bestimmt.

In dieser lebendigen Substanz nehmen wir für die

einzelnen erblichen Eigenschaften besondere stoffliche Träger an. Dieses ist der Grundgedanke von **Darwin**'s Pangenesis, zu ihm gelangten, mehr oder weniger klar, fast alle späteren Forscher. Oder es führt doch die kritische Erörterung ihrer Ansichten schliesslich zu diesem Postulate zurück. Man möge von den Molekülen des Protoplasma, oder vom Keim- und Idioplasma als Träger des gesammten Artcharakters ausgehen; man möge die Erscheinungen der Erblichkeit in den Vordergrund stellen, oder mit **Sachs** und **Godlewski** sich auf Wachsthums- und Regenerationsprozesse basiren[1]), stets gelangt man schliesslich zu der Annahme differenter Träger der ererbten Anlagen. Am sichersten und klarsten aber gelangt man dazu, wenn man nach **Darwin**'s Beispiel die ganze Organismenwelt von einem möglichst allgemeinen Gesichtspunkte betrachtet.

Je nach den weiteren Hypothesen über die Natur dieser Einheiten sind sie mit verschiedenen Namen belegt worden. Für die von mir angenommenen habe ich den Namen Pangene gewählt.

Diese Pangene vergegenwärtigen nicht jede ein morphologisches Glied des Organismus, eine Zelle oder einen Theil einer Zelle, sondern jede eine besondere erbliche Eigenschaft. Diese sind daran zu erkennen, dass sie jede, unabhängig von den übrigen, variiren können. Ihr Studium öffnet der experimentellen Forschung ein weites, viel versprechendes Feld.

Die Pangene sind keine chemischen Moleküle, sondern morphologische, jede aus zahlreichen Molekülen aufgebaute

---

[1]) **J. v. Sachs**, Ueber Stoff und Form der Pflanzenorgane, in Arbeiten des Bot. Instit. Würzburg Bd. II, und **E. Godlewski** im Botan. Centralblatt Bd. 34 Nr. 2/7 Jahrg. IX Nr. 15/20 1888 S. 1.

Gebilde. Sie sind die Lebenseinheiten, deren Eigenschaften nur auf historischem Wege zu erklären sind.

Die Hauptattribute des Lebens müssen wir einfach in sie verlegen, ohne sie erklären zu können. Wir müssen also annehmen, dass sie assimiliren und sich ernähren, dadurch wachsen und sich dann durch Theilung vermehren, wobei in der Regel bei jeder Spaltung zwei, dem ursprünglichen Pangene gleiche neue entstehen. Abweichungen von dieser Regel bilden einen Ausgangspunkt für die Entstehung von Varietäten und Arten.

Bei jeder Zelltheilung gehen, in der Regel, alle vorhandenen Arten von Pangenen auf die beiden Tochterzellen über. Welcher Verband dieses bedingt, und welche Beziehung die im Grossen und Ganzen gleichmässige Vermehrung der verschiedenartigen Pangene eines Individuums bewirkt, wissen wir nicht.

Die Pangene müssen in kleineren und grösseren Gruppen derart zu einander in Beziehung stehen, dass die Glieder Einer Gruppe in der Regel zusammen in Thätigkeit treten[1]).

Alle diese Sätze ergeben sich von selbst, wenn man den Grundgedanken mit den bekannten Erscheinungen der Erblichkeit und der Variabilität in Verbindung zu bringen sucht.

Die ganze Tragweite dieses Grundgedankens wird, glaube ich, am besten klar werden, wenn ich jetzt die wichtigsten Vorzüge der Hypothese bei der Beantwortung einiger grossen biologischen Fragen kurz zusammenstelle. Denn ganze grosse Gruppen von Erscheinungen werden uns durch sie in einfacher Weise verständlich, und zwar ohne jede Hülfshypothese, unter einfacher Berücksichtigung

[1]) **Darwin** nannte diese Gruppen „compound gemmules“, Variations II S. 378.

der stets wechselnden relativen Mengen, in denen sich die Pangene je nach der Natur und dem Alter der Zellen befinden müssen.

Im Wesentlichen sind diese Vorzüge bereits von **Darwin** zusammengestellt worden.

Die Erscheinungen der Erblichkeit beruhen offenbar, in der **Darwin**'schen Vorstellung, darauf, dass die lebendige Materie des Kindes aus denselben Pangenen aufgebaut ist, als die seiner Eltern. Herrschen im Keime die Pangene des Vaters vor, so wird das Kind diesem ähnlicher als der Mutter, herrschen nur bestimmte Pangene des Vaters vor, so beschränkt sich diese Aehnlichkeit auf einzelne Eigenschaften. Treten gewisse Pangene in Zahl hinter den übrigen zurück, so ist die von ihnen bedingte sichtbare Eigenschaft nur schwach entwickelt; treten sie sehr stark zurück, so wird die Eigenschaft latent. Bedingen äussere Ursachen später eine relativ starke Vermehrung solcher Pangene, so tritt die bis dahin latente Eigenschaft wieder in die Erscheinung, und man beobachtet einen Fall des Atavismus. Hören gewisse Pangene ganz und gar auf sich zu vermehren, so geht die betreffende Eigenschaft definitiv verloren; doch scheint dieses sehr selten vorzukommen.

Im Protoplasma, oder doch wenigstens in den Kernen, der Ei- und Spermazellen, sowie aller Knospen sind alle Pangene der betreffenden Spezies vertreten; jede Art von Pangenen in gewisser Anzahl. Vorwiegenden Eigenschaften entsprechen zahlreiche, schwach entwickelten Merkmalen wenig zahlreiche Pangene.

Die Differenzirung der Organe muss darauf beruhen, dass einzelne Pangene oder Gruppen von solchen sich stärker entwickeln als andere. Je mehr eine bestimmte Gruppe

vorherrscht, um so ausgeprägter wird der Charakter der betreffenden Zelle. Damit hängt zusammen, dass äussere Einflüsse oft den Charakter eines Organes in frühester Jugend umändern können, dass dieses aber um so schwieriger wird, je weiter es in seiner Ausbildung vorgeschritten ist, d. h. je stärker bereits bestimmte Pangene vorherrschen.

Die Reproduktion abgetrennter Gliedmassen, der Ersatz kleinerer verloren gegangener Gewebeparthien und das Schliessen von Wunden beruhen offenbar darauf, dass die Pangene der verloren gegangenen Theile nicht auf diese beschränkt waren, sondern dass alle reproduktionsfähigen Zellen alle dazu erforderlichen Pangene in sich enthalten.

Einige Pangene vertreten Eigenschaften, welche sich nur in ganz bestimmten Organen zu entfalten pflegen. Gelangen diese an falschen Stellen zum Vorherrschen, so haben wir die Erscheinungen der Metamorphose[1]). Gelangen z. B. die Gruppen von Pangenen, welche die Eigenthümlichkeiten der Blumenblätter bestimmen, zur Entwickelung in den Hochblättern, so entsteht die Petalodie der Bracteen u. s. w.

Andere Pangene vergegenwärtigen Eigenschaften, welche sich in vielen oder allen Gliedern der Pflanze äussern können. Und damit hängt es offenbar zusammen, dass solche Eigenschaften so gar häufig in allen jenen Gliedern gleichmässig stark oder schwach entwickelt sind. So fehlt den weissblüthigen Varietäten rother Arten der rothe Farbstoff meist auch in Stengel und Laub, und führen buntblättrige Gewächse nicht selten auch bunte Früchte u. s. w.

Die Erscheinungen der korrelativen Variabilität finden, soweit sie nicht rein historischer Natur sind, d. h. durch

---

[1]) Darwin, Variations II S. 387.

gleichzeitiges Akkumuliren zweier unabhängiger Eigenschaften entstanden sind, in der Vereinigung der Pangene zu Gruppen ihre Erklärung.

Die systematische Verwandtschaft beruht auf dem Besitz von Pangenen derselben Art. Die Anzahl der gleichartigen Pangene in zwei Species ist das wirkliche Maass ihrer Verwandtschaft. Die Systematik sollte auf experimentellem Wege, durch die Abgrenzung der einzelnen erblichen Eigenschaften, die Anwendung dieses Maasses ermöglichen. Systematische Differenz beruht auf dem Besitze verschiedener Arten von Pangenen.

Nach der Pangenesis kann es zwei Arten von Variabilität geben. Diese werden von **Darwin** in folgender Weise unterschieden[1]). Erstens können die vorhandenen Pangene in ihrer relativen Zahl abwechseln, einige können zunehmen, andere können abnehmen oder gar fast verschwinden, lange Zeit unthätig gebliebene können wieder aktiv werden, und schliesslich kann die Verbindung der einzelnen Pangene zu Gruppen möglicherweise eine andere werden. Alle diese Vorgänge werden eine stark fluktuirende Variabilität reichlich erklären. Zweitens aber können einige oder mehrere Pangene, bei ihren successiven Theilungen, ihre Natur mehr oder weniger ändern, oder, mit anderen Worten, es können neue Arten von Pangenen aus den bereits vorhandenen entstehen. Und wenn die neuen Pangene sich, vielleicht im Laufe mehrerer Generationen, allmählig so stark vermehren, dass sie aktiv werden können, müssen neue Eigenschaften an dem Organismus zur Ausbildung gelangen.

Mit einem Worte: Verändertes numerisches Verhältniss

---

[1]) l. c. S. 390.

der bereits vorhandenen, und Bildung neuer Arten von Pangenen müssen die beiden Hauptfaktoren der Variabilität sein. Leider ist es noch nicht gelungen, die beobachteten Variationen so weit zu analysiren, dass man für jeden dieser beiden Faktoren den Antheil an ihnen bestimmen könnte. Aber es ist klar, dass die erstere Art mehr die individuellen Unterschiede und die zahllosen kleinen, fast alltäglichen Variationen und Monstrositäten bedingen muss, während die zweite hauptsächlich jene Variationen hervorzubringen hat, auf welche die allmählig steigende Differenzirung des ganzen Thier- und Pflanzenreichs beruht.

Diese Auffassung der phylogenetischen Variabilität weist uns darauf, dass auch die Pangene ihre Stammbäume haben müssen, welche den Stammbäumen der betreffenden Merkmale entsprechen. Bei jedem Schritte auf dem Stammbaume der Spezies müssen eine oder mehrere neue Arten von Pangenen aus den vorhandenen entstanden sein. Die Pangene selbst werden somit in den niedrigsten Organismen relativ einfach, und unter sich nur wenig verschieden gewesen sein. Mit zunehmender Differenzirung müssen sie auch selbst komplizirter und unter sich immer mehr verschieden geworden sein.

Doch je weiter wir uns von den Thatsachen entfernen, um so sicherer werden wir uns in falsche Spekulationen verlieren. Meine Aufgabe war auch nur, den Grundgedanken der **Darwin**'schen Pangenesis in ein klares Licht zu stellen. Möge mir dieses gelungen sein!

Zweiter Theil.

Intracellulare Pangenesis.

Abschnitt I.

Zellularstammbäume.

Erstes Kapitel.

Das Auflösen der Individuen in die Stammbäume ihrer Zellen.

§ 1. Zweck und Methode.

Seit der Begründung der Zellenlehre durch **Schleiden** und **Schwann** sind die Zellen immer mehr in den Vordergrund anatomischer und physiologischer Betrachtungen getreten. Auch die Lehre von der Erblichkeit, welche noch vor etwa zwei Jahrzehnten fast keine Berührungspunkte mit der Zellenlehre hatte, hat diese isolirte Stellung aufgegeben und erblickt in den neueren Untersuchungen über die Zelltheilung und den Befruchtungsvorgang eine wesentliche Förderung ihrer Aufgaben.

Omnis cellula e cellula. Dieser Satz beherrscht nicht nur die mikroskopische Wissenschaft, er schwingt sich immer mehr zur Herrschaft über die ganze Biologie empor. Dass jede Zelle aus einem körperlichen Theile ihrer Mutterzelle entstanden ist, und dass sie diesem Ursprunge ihre spezifischen Eigenschaften verdankt, gilt jetzt in der Erblich-

keitslehre als die Grundlage aller eingehenden Betrachtungen. Ob diese Quelle zur Erklärung aller Erscheinungen ausreichte, war die Frage, welche **Darwin** zur Aufstellung seiner Pangenesis veranlasste. Und diese Frage bleibt die erste, welche bei jeder neuen, in das Bereich der Erblichkeitslehre auftretenden Gruppe von Thatsachen zu beantworten ist.

Die jetzt bekannten Erscheinungen zwingen, wenigstens insofern sie hinreichend gründlich untersucht worden sind, zur Verneinung jener Frage nicht. Dieses wurde, wie bereits im ersten Theile erwähnt, durch **Weismann** in überzeugender Weise dargethan.

Wir brauchen uns somit in diesem Abschnitt mit jener Frage nicht zu beschäftigen.

Nicht die Organismen, sondern die Zellen sind somit die Einheiten der Erblichkeitslehre. Auf diese hat man zurückzugreifen, wo es sich um ein klares Verständniss handelt. In den praktischen Stammbäumen der Thier- und Pflanzenzüchter figuriren selbstverständlich nur die Individuen, für die wissenschaftliche Einsicht reichen diese aber, wie ja auch den grössten Autoritäten unter den Züchtern wohl bekannt ist, nicht hin.

In den Vordergrund der Betrachtung treten hier die Keimzellen (Ei- und Spermazellen). Sie sind die stofflichen Theile der Eltern, aus denen die Kinder hervorgehen, und bilden somit das stoffliche Band zwischen den aufeinanderfolgenden Generationen. Für jede Keimzelle kann man die Reihe von Ahnenzellen aufsuchen bis zur nächstfrüheren Generation. In dieser Weise kann man dann weiter vorgehen und durch eine Reihe von Generationen von Individuen hindurch den Stammbaum der Keimzellen verfolgen. Die hohe wissenschaftliche Bedeutung dieser Zellenfolgen

ist von **Weismann** in scharfer Weise hervorgehoben worden; sie bilden ohne Zweifel die Grundlage für die Lehre von den Zellenstammbäumen.

Aber diese Behandlungsweise führt leicht zu einer einseitigen Auffassung des Problemes. Wir müssen vielmehr für sämmtliche Zellen des ganzen Körpers ihre Vorfahrenreihe aufsuchen bis auf die erste Zelle, aus welcher der Organismus hervorgegangen ist. Zwar wird die Aufgabe dadurch viel umfangreicher und komplizirter, und es fragt sich, ob wohl immer die ausreichende anatomische und ontogenetische Grundlage zu ihrer Lösung vorhanden ist. Aber dennoch können wir nur in dieser Weise eine gleichmässige Behandlung des Themas anbahnen, und die vorhandenen Thatsachen derart gruppiren, dass sie uns nicht täuschen und namentlich nicht zur Ueberschätzung der Bedeutung einzelner, von uns willkürlich ausgewählter Zellenfolgen verführen.

Wir wollen somit für den ganzen Organismus den Stammbaum seiner einzelnen Zellen entwerfen. Oder mit anderen Worten, wir wollen das Individuum auflösen in seine Zellen und deren Generationsreihen. Die Entwickelungsgeschichte hat uns dabei die erforderlichen Thatsachen zu liefern, welche aber die sämmtlichen Reproduktionsarten zu umfassen haben.

Die zu entwerfenden Zellularstammbäume sind rein empirischer Natur. Wir haben, wie schon **Sachs** hervorhob, nur die Thatsachen in möglichst einfacher Zusammenfassung wiederzugeben [1]), und zuzusehen, welche Folgerungen sich daraus, ohne jegliche Hypothese, ableiten lassen. Die Ernte wird, meiner Ueberzeugung nach, eine viel reichere sein, als sich auf den ersten Blick vermuthen liess.

[1]) **Sachs**, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1882.

Dass die Hauptergebnisse der Betrachtung der Zellularstammbäume im Pflanzenreich und im Thierreich zu denselben allgemeinen Schlüssen leiten werden, daran zweifelt augenblicklich wohl Niemand. Aber die Verhältnisse liegen im Pflanzenreich ganz anders wie im Thierreich. Die verschiedenen Arten der Reproduktion kommen im letzteren bei weitem nicht in so ausgiebiger Weise zur Geltung als im ersteren. Das Studium der Thiere ist also in viel höherem Grade der Gefahr einseitiger Behandlung ausgesetzt, als das der Pflanzen. Auch hat sich, unter dem Einflusse **Mohl**'s und **Nägeli**'s, seit fast einem halben Jahrhundert bei den Botanikern die Ueberzeugung viel tiefer gewurzelt, dass die anatomischen und ontogenetischen Untersuchungen stets mindestens bis auf die einzelnen Zellen durchzudringen haben. Demzufolge ist in zahllosen Fällen die Vorfahrenreihe weitaus der meisten Zellen, wenn auch nicht lückenlos, so doch in ihren Hauptzügen mit genügender Sicherheit nachzuweisen.

Ich werde mich daher in diesem Abschnitte ohne Gefahr auf die Zellularstammbäume der Pflanzen beschränken können. Und dieses um so mehr, als die wichtigsten Züge aus jenen Stammbäumen für das Thierreich von **Weismann** und Anderen in der letzten Zeit vielfach hervorgehoben worden sind, und eine Vergleichung beider Reiche in diesem Punkte daher keine wesentlichen Schwierigkeiten machen kann.

§ 2. Die Zellularstammbäume der Homoplastiden.

Bei den einzelligen Arten fallen die Stammbäume der Individuen mit den Zellularstammbäumen zusammen. Solches ist aber auch mit jenen wenigzelligen Organismen der Fall,

deren Zellen noch einander völlig gleich und nicht zu verschiedenen Funktionen eingerichtet sind. Die Oscillarien sind vielzellige Fäden, aber jede Zelle gleicht der andern, jede ist zur Fortpflanzung der Art in gleicher Weise befähigt. **Götte** hat solche Wesen mit dem Namen der Homoplastiden belegt, gegenüber den Heteroplastiden, deren Zellen verschiedenen Funktionen angepasst sind.

Es ist klar, dass die Zellularstammbäume der Homoplastiden nur aus unter sich gleichartigen Aesten bestehen. Es hängt nur von äusseren Umständen und vom Kampf um's Dasein ab, welche Zellen zu neuen Individuen werden, welche Aeste des Stammbaumes also die Deszendenz durch die Reihe der Generationen fortführen werden.

Bei den höheren Pflanzen und Thieren leiten dagegen im normalen Laufe der Entwickelung nur bestimmte Aeste des Zellularstammbaumes zu den Anfangszellen der folgenden Generation, die übrigen Aeste sind bereits durch ihre Anlage von der Theilnahme an der normalen Fortpflanzung der Art ausgeschlossen. Die Aeste des Zellenstammbaumes sind hier also nicht nur morphologisch verschieden, sondern auch in ihrer Beziehung zu dem Stammbaume der ganzen Sippe wesentlich ungleich.

Mit der Entstehung der Heteroplastiden aus den Homoplastiden hat die Differenzirung der Zellenstammbäume angefangen. Die undifferenzirten Zellularstammbäume der letzteren bieten uns keine Anhaltspunkte zur Beurtheilung der Erscheinungen der Erblichkeit. Wir verlassen sie somit und wenden uns im Folgenden ausschliesslich den Heteroplastiden zu.

§ 3. Der Zellularstammbaum vom Equisetum.

Bevor wir dazu schreiten, die äusserst verwickelten Zellularstammbäume der höheren Pflanzen wenigstens in ihren Hauptzügen zu schildern, wollen wir die ganze Methode an einem ziemlich einfachen Beispiele erläutern. Ich wähle dazu die Gattung der Schachtelhalme (Equisetum). Ihr Zellularstammbaum gehört, trotz des Generationswechsels, zu den einfachsten, welche unter den blattbildenden Pflanzen oder Cormophyten gefunden werden. Zwei Wege giebt es, um sich von den grossen Zügen des Bildes eine Vorstellung zu machen. Der eine ist der progressive, der andere der retrogressive. Der erste folgt der Ontogenie auf der Spur, der zweite steigt in entgegengesetzter Richtung auf. Handelt es sich darum, das Bild für die sämmtlichen Zellen einer Pflanze zu entziffern, so ist offenbar der erste Weg der einfachste und sicherste. Aber auf ihm kann man nur dann bei jedem Schritt den relativen Werth der beiden neuen Zweige, in denen sich der Ast spaltet, beurtheilen, wenn man stets die Endpunkte der Zweige gleichzeitig im Auge behält. Gilt es aber nur die Hauptzüge des Bildes zu skizziren, so ist es in den meisten Fällen viel bequemer, den umgekehrten Weg zu betreten. Denn in rückläufiger Folge leiten alle Wege offenbar zu der Eizelle zurück, nirgendwo ist in dieser Richtung eine Verirrung zu befürchten.

Ich nehme an, dass durch die Vereinigung beider Methoden das Bild des Zellenstammbaumes einer Equisetumart, z. B. von E. palustre, entwickelt worden ist und vor uns liegt[1]).

[1]) Abbildungen der erforderlichen Entwickelungsstadien findet man in **K. Goebel**, Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie 1882 S. 286—304.

Die befruchtete Eizelle im Archegonium fängt ihr Wachsthum durch Theilungen an, deren erste nahezu senkrecht zur Axe des Archegoniums steht; darauf folgen zwei, auf dieser und auf einander senkrechte Wände. Aus den unteren Oktanten entstehen die Wurzel und der Fuss der Keimpflanze; letzterer, indem durch fortgesetzte Theilungen ein kleinzelliger Gewebekörper gebildet wird. Diese Aeste des Stammbaumes erreichen damit ihren Abschluss. Aus einem der oberen Oktanten des Embryo entsteht die Scheitelzelle des ersten Sprosses, die anderen betheiligen sich an der Bildung des den ersten Blattwirtel vertretenden Ringwalles und schliessen ihr Wachsthum also bald, unter fortgesetzten Theilungen, ab.

Das Wachsthum des ersten, sowie aller folgenden Sprosse steht unter der Herrschaft der Scheitelzelle. Diese nimmt den Gipfel des Sprosses ein, ihre obere Wandung ist kugelig gewölbt, während sie nach unten von drei fast planen Wänden begrenzt wird. Sie hat somit die Form einer umgekehrten, dreiseitigen Pyramide. Sie theilt sich nur durch Wände, welche den drei Pyramidenseiten parallel sind; jedes abgeschnittene Stück heisst ein Segment. Je drei, auf einander folgende, und den drei Seiten der Pyramide parallele Segmente bilden, unter zahllosen Theilungen, zusammen ein Internodium mit dem seinem oberen Ende aufgesetzten Blattquirl. Der ganze Spross besteht somit aus Abschnitten, welche je einem Segmentquirl der Scheitelzelle ihren Ursprung verdanken.

Die Scheitelzelle stellt also offenbar den Hauptstamm unseres Stammbaumes vor; jedes Segment entspricht einem Aste. Der Hauptstamm bleibt während der Entwickelung des Sprosses, also während des ersten Vegetationsjahres des Individuums einfach, er schliesst, da der erste Spross

nie eine Sporenähre trägt, ohne Aenderung seiner Thätigkeit, mit dem Tode des Sprosses am Ende des ersten Sommers ab.

Jedes von der Scheitelzelle abgeschiedene Segment theilt sich zunächst in eine obere und untere Hälfte; diese durch weitere Wände zu einem Gewebekörper, aus dem nun die sämmtlichen Zellen des betreffenden Theiles des Internodiums und des Blattquirls hervorgehen. Die Theilungsfolge ist von **Cramer** und **Reess** klargelegt worden und im Lehrbuch der Botanik von **Sachs** und **Goebel** nachzulesen. Aus ihr ist hier zunächst nur hervorzuheben, dass in der äusseren Zellschicht des Gewebekörpers, und mit den Zähnen der Blattscheide alternirend, bevorzugte Zellen gebildet werden, deren jede zu einem Seitensprosse auswachsen kann. Die grünen Sprosse älterer Pflanzen pflegen thatsächlich in jedem Blattquirl einen Kreis von ebenso vielen Zweigen zu tragen, als der Quirl Glieder aufzuweisen hat. Im ersten Sprosse gelangen diese aber gewöhnlich nicht zur Ausbildung. Jede Seitenknospe besitzt, wenn sie sich zum Sprosse ausbildet, eine Scheitelzelle, welche die Entwickelung des Zweiges in derselben Weise leitet wie die Gipfelzelle des Hauptsprosses.

In jedem Zweige bildet also wieder die Scheitelzelle die Hauptlinie des Stammbaumes. Diese Linie ist dem Hauptstamme zwar nicht in einfacher Weise angesetzt; sie lässt sich jedoch durch die ersten Theilungen des Segmentes offenbar bis zu dem Stamme zurückverfolgen. Wir betrachten nun jedes Segment, und in diesem während der ersten Theilungen jedesmal diejenigen Zellen, aus deren Theilungen später die Scheitelzellen der Seitenzweige hervorgehen, als Hauptäste unseres Stammbaumes. Alle anderen

Zellenfolgen sind für uns Nebenzweige. Denn nur in dieser Weise ist ein klares Bild zu entwerfen.

Kehren wir jetzt zum Sprosse des ersten Vegetationsjahres zurück. Dieser geht am Ende des Sommers zu Grunde. Eine Seitenknospe in einem der basalen Blattquirle bleibt aber am Leben und entwickelt sich im folgenden Jahre zu einem neuen Sprosse, der stärker und grösser wird als der erste, aber noch keine Fruktifikationsorgane trägt. Dieses Spiel wiederholt sich einige Jahre, bis die Pflanze hinreichend kräftig geworden ist. Zuweilen schon der dritte oder einer der folgenden Sprosse wächst dann abwärts in den Boden, um das Rhizom zu bilden, welches von nun an den Hauptspross der Pflanze darstellt, sich unterirdisch verzweigt und die oberirdischen blattbildenden und sporentragenden Sprosse erzeugt. Diese letzteren sind bei Equisetum arvense und einigen anderen Arten getrennt; im Frühjahr entstehen die blassen, fertilen, unverzweigten Sprosse, im Sommer die reichverzweigten grünen, aber sterilen Aeste.

Der Zellenstammbaum der ganzen grossen Pflanze würde leicht bald ein unentwirrbares Bild darstellen. Um dieser Gefahr vorzubeugen, müssen wir die Hauptlinien besonders markiren, sie etwa durch dickere Striche andeuten. Auch wollen wir sie zu möglichst graden Linien ausziehen. Denken wir uns dieses ausgeführt, so bekommen wir einen Stammbaum der Scheitelzellen, welcher im Bilde als zusammenhängendes System klar hervortritt, und dem alles übrige seitlich eingefügt ist. Die Linien des Scheitelzellenstammbaumes wollen wir die Aeste, die übrigen Verästelungen die Zweige nennen. Es soll hier noch, um Missverständnissen vorzubeugen, daran erinnert werden, dass der Scheitelzellenstammbaum nicht ausschliesslich aus

Scheitelzellen besteht, da ja diese nicht direkt auseinander hervorzugehen pflegen.

Dieser Definition gemäss ist die Entwickelung der Zweige des Stammbaumes stets eine begrenzte, nur den Aesten wohnt die Fähigkeit neuer Astbildung, und somit der Fortsetzung der Hauptlinien des Stammbaumes bei. Aber nicht allen Aesten in gleichem Maasse, wie wir bald sehen werden.

Unserem Bilde fehlen noch zwei wichtige Theile. Einerseits die Wurzeln, andererseits die Reproduktionsorgane.

Die Wurzeln bedürfen nur einer kurzen Erwähnung. Sie wachsen mittelst Scheitelzellen wie die Sprosse und werden in den Seitenknospen angelegt, bevor diese noch aus den Blattquirlen hervorbrechen. Jede Knospe pflegt zunächst nur eine Wurzel zu bilden, welche sich aus einer inneren, auf ihrer Unterseite befindlichen Zelle entwickelt. Diese Zelle wird zur Scheitelzelle der jungen Wurzel. Im Stammbaum ist jede Wurzel also, genau wie ein Spross, durch einen Ast mit seinen zahlreichen Zweigen vertreten. Die Wurzeln können sich verzweigen. Da sie aber nie Blattknospen tragen, wie bei vielen Farnen und Phanerogamen, und es also auch nie zur Bildung von Reproduktionsorganen bringen, so sind sie stets nur sterile Aeste des Stammbaumes.

Sie theilen dieses Loos bei Equisetum arvense mit weitaus den meisten übrigen Aesten des Zellenstammbaumes. Denn unter diesen sind hier nur diejenigen der blassgelben chlorophylllosen Sprosse der späteren Jahre zur Reproduktion der Art auserlesen. Wir unterscheiden also auch hier sterile und fertile Aeste.

Am Gipfel der fertilen Sprosse stehen die Sporangien

in gedrängten Aehren von vier- bis sechseckigen, in ihrer Mitte gestielten Schildchen. Jedes Schildchen trägt um den Stiel herum zahlreiche Sporensäcke. Jedes entspricht seiner Entstehung nach einem Zahne eines Blattquirles. Die Zellenstammbäume der einzelnen Schildchen lassen sich also in ähnlicher Weise von der Scheitelzelle des Sprosses ableiten, wie im vegetativen Theile, und in derselben Weise lässt sich für jede einzelne Spore ihre Abstammung bis zu jener zurückführen. Diese Linien nennen wir wiederum Aeste, alle zu den anderen Zellen des Sporangiumstandes führenden Folgelinien aber Zweige. Denn auch hier besitzen diese Aeste das Vermögen der Fortsetzung des Stammbaumes, die Zweige aber nicht.

Die Sporen liefern bei der Keimung die männlichen und die weiblichen Prothallien, die ersteren tragen nur die männlichen Geschlechtsorgane oder Antheridien, die letzteren nur die weiblichen oder Archegonien. In ihren Zellularstammbäumen denken wir uns wieder diejenigen Zellenfolgen, welche zu den Eizellen resp. zu den Spermatozoiden leiten, durch dickere, grade gezogene Linien bezeichnet. Diese sind für uns die Aeste, alles übrige sind Zweige.

Wir sind am Ende unserer Skizze angelangt [1]), indem wir den reichverzweigten Weg von der befruchteten Eizelle zu den neuen Keimzellen durchgemacht und seine zahllosen Seitenstrassen betrachtet haben. Ueberblicken wir das Ganze noch einmal, so sehen wir, dass durch das Hervortreten der Aeste gegenüber den Zweigen das Bild, trotz der grossen Komplikation, doch einfach und klar wird.

---

[1]) Die Vermehrung auf vegetativem Wege habe ich hier nicht besprochen, um das Beispiel nicht zu kompliziren; ich komme hierauf im nächsten Paragraphen zurück.



Unter den Aesten aber haben wir wieder zu unterscheiden gehabt zwischen den fertilen und den sterilen. Nur die ersteren führen schliesslich wieder zu Eizellen resp. zu Spermatozoiden, d. h. also zu neuen Individuen; die sterilen Aeste thun dies nicht. Sie verhalten sich also den fertilen gegenüber im Grunde wie die Zweige; an dem Stammbaum der Sippe nehmen sie keinen Antheil.

§ 4. Die Hauptzüge in den Zellularstammbäumen.

Für diejenigen Zellenfolgen, welche im Zellularstammbaume von der befruchteten Eizelle durch das Individuum hindurch auf die folgende Generation hinüberleiten, möchte ich im Anschluss an **Weismann**'s klare Darlegungen den Namen der Keimbahnen wählen. Dieser Begriff entspricht also genau den „fertilen Aesten“ des Zellenstammbaumes im oben gewählten Beispiel. Wir wollen für sie im Folgenden diese kürzere Bezeichnung beibehalten und alle übrigen Generationsfolgen von Zellen, sowohl die „sterilen Aeste“, wie die „Zweige“ unseres Beispiels ihnen gegenüber somatische Bahnen nennen.

Eine Keimbahn führt also in unserem Zellenstammbaum stets von der befruchteten Eizelle zur neuen Ei- resp. Spermazelle; wir denken sie in unserem Bilde möglichst grade ausgezogen und klar hervortretend. Somatische Bahnen fangen an allen Punkten der Keimbahnen an, und führen, reich verzweigt, zu sämmtlichen vegetativen Zellen des Körpers. Die Zellen, welche auf den Keimbahnen liegen, kann man Keimbahnzellen, oder mit **Jäger** phylogenetische, oder vielleicht noch bezeichnender phyletische nennen. Sie sind dadurch hinreichend von den ontogenetischen oder somatischen Zellen unterschieden.

Es leuchtet ein, dass die eingeführten Unterscheidungen, und somit auch die Namen und ihre Definitionen rein beschreibender Natur sind. Ob sie richtig sind, kann keiner Frage unterworfen sein, denn sie sind völlig willkürlich. Es fragt sich nur, ob sie praktisch sind, d. h. ob sie uns zu einer klaren Einsicht führen können.

Dem Begriffe der Keimbahnen dürfen wir keine theoretische Bedeutung unterschieben wollen. Denn sonst würde die Definition keine völlig scharfe sein. **Weismann**'s Keimzellen fallen somit auch mit unseren Keimbahnzellen nur in der Hauptsache, und nicht überall zusammen. Es zeigt sich dieses zumal in dem Umstande, dass nach ihm häufig die Geschlechtszellen von den Körperzellen abgespalten werden, und dass er der Thatsache, dass die Abspaltung in einigen Gruppen des Thierreiches früher, in anderen später eintritt, ausführliche Besprechung widmet[1]).

In meinem Bilde aber werden nie Geschlechtszellen von den somatischen abgespalten, sondern die Hauptlinien stets durch die Vorfahrenreihen der Keimzellen gezogen. Demzufolge spalten diese die sämmtlichen somatischen Zellenreihen ab. Man sieht, es handelt sich nur um die Wahl der Hauptlinien für das Bild, nicht um die Auffassung der Thatsachen. Aber bei meiner Wahl wird das Bild einfach und klar, und der Hauptsache nach dasselbe für Pflanzen, wie für Thiere. Die Keimzellen der Hydroiden und Phanerogamen werden meiner Ansicht nach nicht, wie **Weismann** annimmt, vom Metazoon selbst abgeschieden[2]), sie werden, wie bei allen übrigen geschlechtlich differenzirten Heteroplastiden, auf den Keimbahnen gebildet. Nur dass

---

[1]) **Weismann**, Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biolog. Centralbl. IV. Bd. Nr. 21, 22 S. 683 ff.

[2]) l. c. S. 685.

die Zahl der Zelltheilungen, welche auf dieser Bahn ihrer Entstehung vorangehen, hier eine sehr grosse ist.

Nie entsteht, nach meiner Definition, eine Keimbahn aus einer somatischen Bahn. Eine Kontinuität der Keimzellen findet für mich nicht etwa in den allerseltensten Fällen statt [1]), sondern ist überall und ausnahmslos, wenn auch oft auf langem Wege, durch die Keimbahnen gegeben. Die ganze Frage, ob somatisches Plasma sich in Keimplasma verwandeln kann [2]), entbehrt daher bei meiner Auffassung der thatsächlichen Grundlage. Allerdings ist es nicht immer leicht, zu entscheiden, ob eine Bahn als somatische oder als Keimbahn anzusehen ist, wie im nächsten Kapitel gezeigt werden wird.

Für eine klare Auffassung der Erscheinungen der Erblichkeit scheint mir der Begriff der Keimbahnen, wie er oben umschrieben wurde, von prinzipieller Bedeutung zu sein. Denn die Naturzüchtung operirt nur scheinbar mit den Qualitäten des fertigen Organismus, in Wahrheit aber mit den in den Keimzellen verborgenen Anlagen dieser Eigenschaften [3]). Dieser wichtige Satz ist durch die Erfahrungen der Thier- und Pflanzenzüchter über allen Zweifel erhoben worden. Vilmorin unterschied bei seinen Züchtungsversuchen die Individuen, welche in höherem, von denjenigen, welche in geringerem Maasse die Fähigkeit hatten, ihre sichtbaren Eigenschaften auf ihre Nachkommen zu übertragen [4]). Die ersteren nannte er bons étalons, nur sie wählte er zur Zucht aus. Aber ob eine Pflanze zu dieser bevorzugten Gruppe gehörte, konnte an ihr selbst

[1]) **Weismann,** Die Kontinuität des Keimplasmas S. 11.
[2]) l. c. S. 52.
[3]) **Weismann,** Ueber die Vererbung S. 56.
[4]) L. Lévêque de Vilmorin, Notices sur l'amelioration des plantes par le semis, Nouvelle Edition 1886 p. 44.

nicht gesehen werden. Darüber entschied erst ihre Nachkommenschaft, und nach dieser richtete denn auch der grosse Züchter die Wahl seiner Stammpflanzen.

Der Körper des Individuums ist somit nur eine einseitige und höchst unvollständige Abspiegelung der in seinen Keimbahnen vertretenen Anlagen. Aber wenn man aus seinen Samen Hunderte und Tausende von Exemplaren erzieht, so liefern diese ein so vielseitiges Bild, dass das Mittel als Kriterium jener latenten Merkmale betrachtet werden darf.

Weitaus die meisten erblichen Anlagen gelangen nur in den somatischen Bahnen zur Entfaltung, nur hier werden uns die entsprechenden Eigenschaften des Organismus sichtbar. Aber die Ueberlieferung eines Charakters und seine Entwickelung sind, wie **Darwin** sagt, distincte Vermögen [1]), welche nicht nothwendig mit einander parallel laufen. Die Ueberlieferung geschieht in unsichtbarer Weise auf den Keimbahnen, die Entwickelung zumeist auf den somatischen Bahnen. Nur mit Vorsicht dürfen wir die letzteren zur Beurtheilung der ersteren verwenden.

Im folgenden Kapitel werde ich die Keimbahnen und die somatischen Bahnen in den Zellularstammbäumen der höheren Pflanzen eingehender betrachten. Ich werde die ersteren dabei eintheilen in Haupt- und Nebenkeimbahnen. Beide leiten von der befruchteten Eizelle zur neuen Ei- resp. Spermazelle. Die ersteren aber auf dem kürzesten Wege, das heisst in gewöhnlichen Fällen innerhalb Eines Individuums, und beim Generationswechsel durch die von dieser vorgeschriebenen, wohl meist geringen Anzahl von Individuen. Die letzteren aber führen auf Umwegen

---

[1]) **Darwin**, Variations II S. 368.

zum Ziel, mittelst vegetativer Vermehrung, z. B. durch Adventivknospen. Sie können oft anscheinend unbegrenzte Reihen von Individuen durchlaufen, ehe sie wieder zur Eizelle zurückkehren.

Zweites Kapitel.

Spezielle Betrachtung der einzelnen Bahnen.

§ 5. Die Hauptkeimbahnen.

Hauptkeimbahnen nenne ich die Generationsfolgen von Zellen, welche von der befruchteten Eizelle, in dem normalen Entwickelungsgang des Organismus, zu den neuen Keimzellen (Eizellen, Spermatozoen, Pollenkörnern) führen. Sie sollen den Gegenstand dieses Paragraphen darstellen. Die durch adventive Knospen leitenden Nebenkeimbahnen aber sollen im nächsten Paragraphen ihre Besprechung finden.

Die Hauptkeimbahnen bilden also die üblichen, oder doch die kürzesten von den üblichen, Wege von der einen zu der nächstfolgenden Generation von Eizellen. Sie sind nie völlig unverzweigt, denn auf ihrer Verzweigung beruht die normale Vermehrung der Art. Sie geben wohl stets auf ihrer ganzen Länge somatische Zweige ab. Aber die Art und Weise ihrer Verzweigung, die Anzahl, Lage und relative Bedeutung der einzelnen somatischen Bahnen ist vielfacher Abwechslung unterworfen.

Als extreme Fälle gelten einerseits das bekannte Beispiel von den Dipteren, andererseits die Wirbelthiere, und beiden gegenüberstehend die höheren Pflanzen und die Korallen. Bei den Dipteren entwickeln sich einzelne unter

den ersten Zellen, welche sich überhaupt im Ei bilden, zu den Sexualdrüsen des Körpers. Die Anfangszellen für nahezu den ganzen Körper werden also bereits bei den ersten Theilungen von der Keimbahn abgespalten; diese bildet nachher nur noch die in den Sexualdrüsen liegenden somatischen Bahnen. Den Dipteren schliessen sich die Daphnoiden und Sagitta an, für deren ganzen Körper, mit Ausnahme der Fortpflanzungsorgane, die Anfangszellen gleichfalls sehr frühe und mittelst einer relativ geringen Anzahl von Zelltheilungen von der Keimbahn abgespalten werden. Bei den Wirbelthieren durchläuft die Keimbahn, behufs der Bildung des Körpers, wohl Hunderte von aufeinanderfolgenden Zelltheilungen, bevor sie zu der Entwickelung der Sexualorgane schreitet.

Die den Körper zusammensetzenden somatischen Bahnen entspringen also, wenn wir die Sexualorgane ausser Betracht lassen, bei den Dipteren als einziger Zweig, bei den Daphnoiden und bei Sagitta als einige wenige, bei den Wirbelthieren aber als sehr zahlreiche Zweige aus der Keimbahn. Aber stets sind die sämmtlichen Bahnen für den Körper gebildet, bevor, im Gebiete der Sexualorgane, die Keimbahn sich in gleichwerthige Aeste zu spalten anfängt.

Hierin liegt nun der Unterschied zwischen den höheren Thieren und den Pflanzen. Denn bei diesen letzteren spaltet sich die Keimbahn schon sehr frühe, und die Hauptmasse der somatischen Bahnen entspringt nicht dem unverästelten Hauptstamme der Keimbahn, sondern zum wesentlichsten Theile den Keimbahnästen. Das Bild des Stammbaumes fällt hier mit dem Bilde des reichverästelten Organismus selbst zusammen, es bedarf nicht einer eingehenden Schilderung. Aehnlich verhält es sich bei den Kolonien bildenden Polypen.

Am klarsten wird der Unterschied, wenn wir in das Bild nur die Keimbahnen eintragen, die somatischen Bahnen aber weglassen. Der Zellularstammbaum eines höheren Thieres steht dann als ein grader, nur an seinem Gipfel ein wenig verästelter Baum da, während der der höheren Pflanzen von seinem Ursprunge ab so reich und wiederholt verzweigt ist, dass der Hauptstamm von seinen Aesten oft weit überragt wird, und im Bilde nicht selten in den Hintergrund tritt. Oder richtiger gesagt, dass ein eigentlicher Hauptstamm nicht, oder kaum vorhanden ist.

§ 6. Die Nebenkeimbahnen.

Den höheren Thieren fehlen die Nebenkeimbahnen, im Pflanzenreich sind sie weit verbreitet. Es ist zumal dieses Verhältniss, welches das Studium der Zellularstammbäume im Pflanzenreich so viel fruchtbarer macht als im Thierreich, und die Einwürfe, welche von **Sachs**, **Strasburger** und anderen Botanikern gegen **Weismann**'s Auffassung gemacht worden sind, betreffen im Wesentlichen den Umstand, dass Letzterer den Nebenkeimbahnen nicht in gebührender Weise Rechnung getragen hat.

Denn die Nebenkeimbahnen lassen sich keineswegs als Ausnahmen betrachten. Keinem Baume, keinem Strauche fehlen sie. Unter den perennirenden Gewächsen sind sie, wenn nicht allgemein, so doch wenigstens äusserst verbreitet, und nur die ein- und zweijährigen Arten pflegen dieser Art der Fortpflanzung zu entbehren. Andererseits weisen die adventiven Bildungen so viele Formen, so hohe Differenzirungen und so schöne Anpassungen auf, dass sie auch in dieser Hinsicht kaum den Hauptkeimbahnen gegenüber in den Hintergrund treten.

Drei Fälle sind für unseren Zweck auseinander zu halten:

1. Es können sich nahezu sämtliche Zellen des Körpers zu neuen Individuen entwickeln.

2. Adventivknospen entstehen nur aus bestimmten, dazu vorgebildeten Zellengruppen oder Zellenzügen, und zwar:

a. aus meristematischen Geweben,

b. aus erwachsenen Zellen.

Die Regenerationserscheinungen der Thallophyten und Muscineen sind in den letzten Jahren wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen, und es hat sich für sie die Ueberzeugung gewurzelt, dass wenigstens in manchen Fällen nach einer Verstümmelung jede oder doch fast jede unverletzt gebliebene Zelle zu einem neuen Individuum auswachsen kann. **Pringsheim** untersuchte die Laubmoose, **Vöchting** die Lebermoose, **Brefeld** die Pilze [1]). Kultivirt man abgeschnittene Stücke dieser Gewächse unter günstigen Bedingungen weiter, so kann man aus jedem, nicht zu kleinen Theile eine Pflanze erziehen. Die Stiele und Hüte der Pilze treiben aus den Schnittflächen neue Hüte hervor, die Laubmoose bilden Knospen aus jeder beliebigen Zelle der Wurzeln, Blätter und Sprosse, ja sogar aus der Sporenfrucht und aus deren Stiel. Zunächst wachsen die Zellen dabei zu dem fädigen Protonema aus, auf welchem dann die Laubknospen in üblicher Weise entstehen können. Die Marchantiaceen kann man nach **Vöchting** zu einem feinen Häcksel zerschneiden, jedes Stückchen, welches nur so viele unverwundete Zellen hat, dass es sich am Leben erhalten

---

[1]) **N. Pringsheim**, Ueber Sprossung der Moosfrüchte in Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. XI S. 1.

O. Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze Bd. I.

H. Vöchting, Ueber die Regeneration der Marchantiaceen in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI S. 367.

kann, bildet eine neue Pflanze. Für die Marchantia polymorpha kann ich diese Beobachtung aus eigener Erfahrung bestätigen.

In diesen Fällen bilden also sämmtliche, oder nahezu sämmtliche Verzweigungen des Zellularstammbaumes entweder Haupt- oder doch Nebenkeimbahnen. Somatische, d. h. nothwendig sterile Zweige sind für sie nicht nachgewiesen, wenn auch möglicherweise vorhanden. Dieser Fall, der für **Weismann** eine Ausnahme bildet, und eine besondere Annahme zu ihrer Erklärung verlangt[1], ist für uns nur ein Extrem in der reichen Fülle der Bilder.

Die zweite Gruppe der Nebenkeimbahnen, die Adventivknospen aus meristematischen Geweben, ist im Pflanzenreich weitaus am meisten verbreitet. Adventivknospen entstehen theils direkt aus den normalen meristematischen Geweben, theils durch Vermittelung des zur Verschliessung von Wunden führenden Callusgewebes. Diejenigen, welche aus Stämmen oder Aesten entstehen, werden gewöhnlich zu neuen Zweigen des sie tragenden Individuums, die blattbürtigen und die Wurzelknospen aber meist zu neuen Pflänzchen.

Knospenbildung aus Callus findet man vorwiegend bei holzigen Gewächsen, und fast jeder Theil eines Astes oder einer Wurzel kann, zum Steckling abgeschnitten oder sonst verletzt, aus den jugendlichen Zellen der zwischen Holz und Rinde liegenden cambialen Zone jenes undifferenzirte, wie Tropfen einer dickflüssigen Substanz hervorquellende Gewebe entwickeln, in welchem sich nachträglich Kork, Rinde und Holz, sowie auch die Anlagen zahlreicher Knospen ausbilden. Je nach Umständen werden die Knospen

---

[1]) **Weismann**, Die Kontinuität des Keimplasmas S. 68.

zu Wurzeln oder zu beblätterten Zweigen, gewöhnlich ergänzen sie dabei dem Individuum die fehlenden Glieder.

Da, soviel wir wissen, jede Zelle des Cambiums zum Callus beitragen und in diesem die Mutterzelle einer Knospe liefern kann, so müssen wir das ganze Cambium als Nebenkeimbahn bezeichnen, eine Keimbahn, welche so reich verästelt ist, wie der Zellenstammbaum des betreffenden Cambiums selbst, und welcher die normalen Produkte seiner Thätigkeit, Holz und Rinde, als zahllose somatische Zweige trägt. Jedoch ist zu beachten, dass manchen Zellen des Holzes und der Rinde noch während längerer oder kürzerer Zeit das Vermögen verbleibt, zur Bildung des Callus beizutragen, und wohl auch Mutterzellen von Callusknospen zu liefern [1]). Die Grenze zwischen Nebenkeimbahnen und somatischen Bahnen ist hier somit in hohem Grade verwischt, vielleicht gar nicht nachweisbar.

Callusknospen findet man auch bei vielen krautigen Pflanzen. Auch auf Blättern sind sie nicht selten, bilden dann aber gewöhnlich neue bewurzelte Pflänzchen.

Adventive Knospen auf Blättern sind bei den Farnen sehr häufige Erscheinungen. Bei den Phanerogamen entstehen sie, am Grunde abgetrennter Blätter, namentlich bei den Zwiebelgewächsen und den Crassulaceen. Sehr bekannte Beispiele liefern ferner Bryophyllum calycinum, Cardamine pratensis und Nasturtium officinale [2]).

---

[1]) Dieser Punkt ist allerdings noch eingehender Untersuchung bedürftig.

[2]) Aus der reichhaltigen Literatur dieses Gegenstandes citire ich: Regel, Vermehrung der Begonien aus ihren Blättern, Jenaische Zeitschrift f. Naturw. 1876 S. 478. Beyerinck, Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladeren, Ned. Kruidk'. Archief. III S. 1 1882 en J. H. Wakker, Onderzoekingen over adventieve knoppen, Amsterdam 1885.



Dass in allen diesen Fällen in jedem Blatte eine, meist reich verzweigte Keimbahn vorhanden ist, kann keinem Zweifel unterworfen sein.

Wurzelknospen sind wohl die gewöhnlichsten, und jedenfalls die am ausführlichsten und gründlichsten untersuchten adventiven Knospen[1]). Und da viele Blätter, genau wie die Stecklinge aus Stämmen und aus Wurzeln, sich, nachdem sie von der Pflanze abgetrennt worden sind, bewurzeln und durch diese Wurzeln wieder neuen Pflänzchen das Leben schenken können, so ist die Bedeutung der Wurzelknospen kaum zu überschätzen. Manche Pflanzen, wie die Monotropa, vermehren sich ausser durch Samen nur durch sie, andere, wie Rumex Acetosella und die Disteln, werden durch sie zu den zähesten Unkräutern. Für sämmtliche Arten, welche dieses Vermögen besitzen, dürfen wir also sagen, dass auch ihr Wurzelsystem im Zellularstammbaum eine vielverzweigte Keimbahn mit ihren somatischen Zweigen vorstellt.

Gern würde ich dieses reichhaltige und verlockende Gebiet noch weiter betreten. Der in der Literatur bewanderte Leser wird aber meiner Führung nicht bedürfen, um sich das Bild der Nebenkeimbahnen im Zellularstammbaum auszumalen und zu der Einsicht zu gelangen, dass fast jeder grössere Ast dieses Baumes als eine Keimbahn zu betrachten ist.

Uns erübrigt noch der dritte Fall, der der adventiven Knospen aus erwachsenen Zellen. Die Nebenkeimbahnen laufen hier also durch ausgebildete Zellen, welche oft erst

---

[1]) Dieser Gegenstand ist in erschöpfender Weise behandelt von Dr. **M. W. Beyerinck** in seinen Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Verhandl. d. kon. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam 1886.

im vorgeschrittenen Alter dazu übergehen, sich zu verjüngen und zu Knospen auszuwachsen. Es ist das Beispiel der Begonien, das schon **Darwin** in seiner Pangenesis zur Erläuterung der fast allgemeinen Verbreitung der erblichen Eigenschaften über alle Theile des Pflanzenkörpers anführte[1]), und das von **Sachs** und **Strasburger** der **Weismann**'schen Theorie des Keimplasmas entgegengehalten wurde. Von **Regel, Beyerinck** und **Wakker** wurde diese Erscheinung eingehend studirt[2]), und sie scheint mir wichtig genug, sie hier in ihren Hauptzügen zu skizziren.

Die Epidermiszellen der Blätter und Blattstiele, und bei manchen Formen (z. B. Begonia phyllomaniaca) auch die des Stammes und seiner Zweige, besitzen das Vermögen zu Knospen zu werden. Es sind nicht einzelne bevorzugte Zellen, wenigstens nicht auf den Blättern, sondern alle Zellen der Oberhaut in gleichem Maasse, namentlich diejenigen der Nerven. Legt man ein Stück eines Blattes in feuchter Luft auf Erde, nachdem man die Nerven an verschiedenen Stellen durchschnitten hat, so kann man nach einiger Zeit in der Nähe von jeder Wunde eine oder mehrere neue Pflänzchen finden. Die erste Anlage dieser ist eine wahre Verjüngung. Die inhaltsarme Oberhautzelle theilt sich, ohne zunächst an Grösse zuzunehmen, zu einem kleinzelligen Gewebekörper, in welchem man jetzt einen reichen protoplasmatischen Inhalt beobachtet. Allmählig wächst diese Neubildung nun hervor und differenzirt sich unter zahllosen weiteren Zelltheilungen zu einer Knospe.

Diese Keimbahnen, welche durch eine erwachsene und sich verjüngende Zelle zu einer neuen Generation hinüberführen, werde ich, da sie wegen ihrer hohen theoretischen

---

1) Darwin, Variations 2. Ed. II S. 374.
2) ll. cc.

Bedeutung im Folgenden noch mehrfach Erwähnung finden werden, mit einem besonderen Namen belegen und pseudo-somatische nennen.

§ 7. Die somatischen Bahnen.

Die Keimbahnen sind, wie **Nussbaum** es trefflich ausdrückt, „der kontinuirliche Grundstock der Art, von dem die einzelnen Individuen nach kurzem Bestehen, wie die Blätter eines Baumes, welkend abfallen". Nur dass jedes Blatt dem Baume an einem Punkte angeheftet ist, während die meisten Individuen aus den Produkten zahlreicher, nacheinander der Keimbahn entsprungener, somatischer Bahnen bestehen, und somit nicht ohne ein Stück des Grundstockes abfallen können.

Die das Individuum zusammensetzenden somatischen Bahnen pflegen unter sich äusserst verschieden zu sein. Nicht nur morphologisch, in Hinsicht auf die Art der Zellen, Gewebe und Organe, zu denen sie leiten, sondern auch in ihrer Grösse und dem Grade ihrer Verzweigung. Die ganze oberirdische Pflanze von Equisetum in den ersten Lebensjahren stellt ein somatisches Zweigsystem vor. Die im Herbste abfallenden beblätterten Zweige von Taxodium, die Blätter aller jener Pflanzen, welche ihre Art durch diese Organe nicht zu reproduziren im Stande sind, sind weitere Beispiele. Von diesen zu den einzelligen, sich nicht weiter verzweigenden somatischen Bahnen, wie z. B. den vom Cambium abgeschiedenen Holzfasern mancher Bäume, giebt es eine ununterbrochene Reihe von Zwischenstufen.

Die somatischen Bahnen sind im Allgemeinen die Zellularstammbäume der einzelnen Zellen des erwachsenen Individuums, mit Ausnahme der Keimzellen. Man kann

sie für jede Zelle und jede Zellengruppe bis auf die Keimbahn zurückverfolgen, aus der sie entsprungen sind. Bei den Pflanzen sind wohl die sämmtlichen reichverzweigten Haupt- und Nebenkeimbahnen auf ihrer ganzen Länge dicht mit solchen büscheligen Seitenzweigen besetzt. Diese geben unserem Bilde das charakteristische Aussehen. Bei den Dipteren entstammen sie, der Hauptsache nach, aus einem Punkte der Keimbahn, und das Bild wird dadurch ein ganz anderes. Bei den höheren Thieren aber zweigen sie sich vom unverästelten Theile der Keimbahn nach und nach ab, und übertreffen diese bei weitem in dem Reichthum der weiteren Verzweigungen.

Die Zellen auf den somatischen Bahnen pflegen aus denselben protoplasmatischen Organen aufgebaut zu sein, wie die der Keimbahnen. Nur dass diese Organe hier häufig anderen Funktionen angepasst sind, und somit auch andere Namen tragen. So gehen die Amyloplaste der Keimbahnzellen in manchen somatischen Elementen in Chlorophyllkörner über. Die Veränderung ist aber gewöhnlich nicht nur eine speziellere Anpassung, sondern sogleich eine weitere Differenzirung. Namentlich finden wir die einzelnen Theile der Keimbahnzellen, Kern, Trophoplaste, Vacuolen, Körnerplasma und Hautschicht, fast ausnahmslos in allen somatischen Zellen zurück.

Dieser allgemeinen Regel gegenüber sind nun einzelne Ausnahmen zu erwähnen. Ich sehe davon ab, dass zahlreiche Zellen, wie viele Holzfasern und die Stein- und Korkzellen, bald nach ihrer Ausbildung absterben und ihren ganzen Protoplasten verlieren. Sie leisten dem Organismus ihre Dienste im todten Zustande und sind das extreme Beispiel einer Reduktion auf den somatischen Bahnen.

Aber es kommen auch Fälle geringerer Reduktion vor.

Oefters schwinden bei den Algen, wie **Schmitz** beschreibt, „im Innern von Zellen, die im Haushalt der ganzen Pflanze ausschliesslich für eine bestimmte Einzelfunktion ausgerüstet und angepasst werden, die Chromatophoren, deren es nicht mehr bedarf“ [1]). Namentlich in den grösseren, reich gegliederten und hoch differenzirten Algen ist dieses nicht selten. Bisweilen, wie es scheint, in den innersten Gewebezellen, zumeist aber in den Haaren und Rhizoiden.

Ein weiteres, lehrreiches Beispiel bilden die Sporenschläuche der Ascomyceten. In diesen keulenförmigen Zellen entstehen durch die Theilung des Kernes die Kerne für die einzelnen Sporen, die Mutterzelle aber behält dabei nach den vorhandenen Angaben, keinen Kern. Nachdem die Sporen ausgebildet sind, ist die Mutterzelle somit zu einem kernlosen Protoplasten geworden, obgleich sie ihre Lebensaufgabe noch keineswegs vollendet hat, denn am Ausschleudern der Sporen hat sie sich noch kräftig zu betheiligen und dazu im Innern ihrer zahlreichen Vacuolen den erforderlichen osmotischen Druck zu erhalten.

In unserem Zellularstammbaume bildet der reife Sporenschlauch den letzten somatischen Zweig der in seinen Sporen gipfelnden Keimbahn. Dieser Zweig ist einzellig, d. h. er braucht sich nicht weiter zu verzweigen. Was aber diesem Beispiele seinen Werth verleiht, ist die jetzige Auffassung von der Bedeutung des Kernes. Denn ist dieser der Sitz der latenten erblichen Eigenschaften, so dürfen wir annehmen, dass solche dem reifen Ascus fehlen. Und offenbar bedarf er ihrer zur Ausübung der ihm noch obliegenden Funktionen nicht.

Wir haben hier also ein Beispiel einer somatischen Bahn ohne latente erbliche Eigenschaften. So sicher

---

[1]) **Schmitz**, Die Chromatophoren der Algen 1882 S. 137.

wenigstens, als die Beobachtung solches beim gegenwärtigen Zustande der Wissenschaft überhaupt nachzuweisen vermag. Und es leuchtet ein, dass dieses Beispiel uns die Vermuthung aufdrängt, dass auch auf manchen anderen somatischen Bahnen eine, wenn auch weniger weitgehende, Reduktion der erblichen Eigenschaften stattfinden könne. Da aber unsere Aufgabe war, Thatsachen zu gruppiren und keine Vermuthungen aufzustellen, so dürfen wir hier diesen Punkt nicht weiter berühren.

§ 8. Ueber den Unterschied zwischen somatischen Bahnen und Keimbahnen.

In grossen Zügen liegt das Bild der Zellularstammbäume für die höheren Pflanzen jetzt vor uns. Und wer meiner Schilderung aufmerksam gefolgt ist, wird gesehen haben, dass das Bild ein rein empirisches ist, in welchem die hervortretenden Linien zwar willkürlich gewählt, aber ohne jegliche Hypothese gezogen worden sind. Namentlich der Unterschied zwischen den somatischen und den Keimbahnen ist ein rein thatsächlicher, unserer jetzigen Kenntniss Rechnung tragender. Er beansprucht weiter nichts, als die Andeutung, ob irgend eine Zelle durch ihre Nachkommen zur Fortpflanzung der Art beizutragen vermag oder nicht.

Als Grundlage für theoretische Betrachtungen erhalten die Zellenstammbäume aber erst dann ihren vollen Werth, wenn man sich über die Bedeutung des Unterschiedes zwischen somatischen und Keimbahnen klar geworden ist. Dieser Unterschied ist nicht etwa ein prinzipieller[1]), sondern

[1]) **Weismann**, Zur Annahme einer Kontinuität des Keimplasmas Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg Bd. I 1886 S. 7.

nur ein gradueller. Solches wird uns am klarsten, wenn wir die Grenze genau zu bestimmen suchen. Wir werden dann finden, dass eine anscheinend ununterbrochene Reihe von Zwischenformen von den Keimbahnen zu den somatischen Bahnen hinüberführt.

Im Zellularstammbaum der Einzelligen und der Homoplastiden sind sämmtliche Zweige Hauptkeimbahnen. Bei den nächsthöheren Gewächsen ist zwischen Haupt- und Nebenkeimbahnen zu unterscheiden, und je höher der Organismus differenzirt ist, um so mehr treten die letzteren in den Hintergrund. Den höheren Thieren fehlen sie. Aber noch bei so hoch entwickelten Thallophyten, wie die Pilze, und sogar bei den Laub- und Lebermoosen scheint es, dass noch alle Zweige in unserem Bilde den Werth von Keimbahnen haben. Wenigstens sind sterile Seitenzweige, d. h. somatische Bahnen dort noch nicht nachgewiesen. Bei den Gefässpflanzen aber können ohne Zweifel die meisten Gewebezellen, wenigstens im ausgewachsenen Zustand, die Art nicht mehr reproduziren. Die somatischen Bahnen nehmen hier also an dem Bilde einen wichtigen Antheil.

Vergleichen wir nun aber die somatischen Bahnen der Gefässpflanzen mit den Nebenkeimbahnen der Muscineen. Wäre uns die Bedeutung der letzteren nicht durch die Untersuchungen von **Pringsheim** und **Vöchting** bekannt, so würden wir wenigstens manche unter ihnen als somatische Bahnen bezeichnen. Denn nur die Frage, ob Reproduktionsvermögen vorhanden ist, oder nicht, entscheidet. Umgekehrt aber wird sich von manchen somatischen Zellen der Gefässpflanzen vielleicht später noch zeigen, dass ihnen dieses Vermögen doch zukommt, und was wir jetzt somatische

Bahnen nennen, werden wir dann als Nebenkeimbahnen betrachten müssen.

Die somatischen Bahnen sind offenbar phylogenetisch aus den Nebenkeimbahnen entstanden. Aber nicht plötzlich und mit einem Sprunge, sondern ganz allmählig. Der Verlust des Reproduktionsvermögens machte sie zu solchen. Damit ist aber nur eine Anpassung, keine prinzipielle Differenz gegeben. Allerdings können durch weitere Anpassung immer grössere Unterschiede entstanden sein; die Anwendung des Reproduktionsvermögens, anfangs auf seltene und immer seltenere Fälle beschränkt, kann schliesslich vollständig unmöglich geworden sein, indem nicht nur die adaptiven, sondern auch die inneren Bedingungen dazu verloren gingen. Zu den kernlosen Sporenschläuchen werden ja ohne Zweifel alle Uebergänge durchgemacht worden sein.

Aber weitaus die meisten somatischen Bahnen sind im Pflanzenreiche den Nebenkeimbahnen offenbar noch so ähnlich, dass ein prinzipieller Unterschied zwischen ihnen nicht angenommen werden darf. Dieses zeigt sich am klarsten in jenen Fällen, wo morphologisch gleiche Organe unter verwandten Arten bei der einen nur aus somatischen Bahnen bestehen, bei der anderen aber neben diesen auch Nebenkeimbahnen enthalten.

Das lehrreichste Beispiel sind die pseudosomatischen Keimbahnen der Begonien[1]). Phylogenetisch sind diese offenbar aus solchen Bahnen entstanden, welche wir somatische nennen würden. Aber grade der Umstand, dass auf dem Wege der Artbildung dieses Reproduktionsvermögen in Zellen auftreten kann, denen es bei fast sämmtlichen anderen Phanerogamen fehlt, lehrt uns, dass dieses Fehlen nur ein

[1]) Vergl. S. 98.

adaptives, ich möchte fast sagen, nur ein scheinbares ist. Wir werden also dazu gezwungen, den Oberhautzellen der Blätter der Phanerogamen allgemein ein latentes Reproduktionsvermögen zuzuschreiben. Doch bleiben sie in unserem empirischen Bilde als somatische Bahnen verzeichnet. Aber dass der Unterschied kein prinzipieller ist, scheint mir dabei völlig klar zu sein.

Die Richtigkeit dieser Auffassung wird übrigens durch die gar nicht seltenen Beispiele gewährt, wo Pflanzentheile, welche normal keine Knospen bilden können, solche in zufälligen Variationen oder in Varietäten hervorbringen. Blüthentragende Zweiglein hat man auf einem Blumenblatte einer Clarkia und einer Begonia, am Spindel des zusammengesetzten Laubblattes von Lycopersicum, auf den Blättern von Levisticum, Siegesbeckia, Rheum, Urtica und Chelidonium beobachtet, und **Caspary** sah deren mehr als hundert auf einem Blattstiele von Cucumis. Die Blüthen auf den Spelzen der als Hordeum trifurcatum kultivirten Gerstenvarietät sind wohl Jedem bekannt.

Manche Blätter können sich bewurzeln, wenn sie abgeschnitten und in feuchte Erde gesteckt werden. Diejenigen der Aucuba und von Hoya carnosa sah ich in dieser Weise über zwei Jahre am Leben bleiben, ohne Knospen zu bilden; einige sollen selbst an sieben Jahre in diesem Zustande gelebt haben. Ob aus den Wurzeln solcher Blätter je, sei es normal oder nach Verletzung, wieder Knospen entstehen, scheint nicht bekannt. Doch ist es gar nicht unmöglich, und verdient der ganze Fall überhaupt eingehender untersucht zu werden. Andere Blätter bewurzeln sich unter gleichen Umständen nicht und gehen einfach zu Grunde. Die der Crassulaceen und der Zwiebelgewächse treiben aber aus ihrer Basis Knospen hervor. Auch hier

ist offenbar die Grenze zwischen somatischen Bahnen und Nebenkeimbahnen keine scharfe, jedenfalls keine prinzipielle.

Schliesslich ist noch hervorzuheben, dass gar häufig das Reproduktionsvermögen auf die Jugend beschränkt ist. Dieses zeigt sich am klarsten bei der Callusbildung der holzigen Gewächse, an der die älteren noch lebendigen Zellen der Rinde und des Holzes keinen Antheil zu nehmen pflegen. In den Blattstielen saftreicher Gewächse, wie Peperomyia, nehmen auch ausgewachsene Zellen an der Callusbildung Antheil, jedoch, wie es scheint, nur in untergeordneter Weise. Vielleicht kommt weitaus den meisten somatischen Zellen der Pflanzen in ihrer Jugend dieses Vermögen zu, und die Grenze zwischen Nebenkeimbahnen und somatischen Bahnen würde dadurch noch mehr an Schärfe verlieren.

§ 9. Phyletische, somatarche und somatische Zelltheilung.

Wir wollen jetzt die auf den einzelnen Bahnen liegenden Zellen selbst etwas eingehender betrachten. Bei den Homoplastiden haben alle Zellen und alle Zelltheilungen die gleiche Bedeutung. Die beiden aus einer Mutter entstehenden Tochterzellen haben denselben Werth.

Bei den höheren Pflanzen sind aber solche Vorgänge relativ selten. Sie kommen wesentlich nur dort vor, wo eine Keimbahn sich in zwei gleichwerthige Aeste theilt, oder wo auf einer somatischen Bahn ein gleichförmiges Gewebe angelegt wird. Weitaus die meisten Theilungen liefern aber ungleiche Produkte; hierauf beruht ja die ganze Differenzirung.

Wichtiger scheint mir die Unterscheidung zwischen phyletischen, somatarchen und somatischen Zelltheilungen.

Phyletische sind offenbar solche, wo eine Keimbahnzelle sich in zwei Tochterzellen theilt, welche beide die Keimbahn, wenn auch auf verschiedenen Wegen, fortsetzen. Somatische Zelltheilungen sind sämmtliche Theilungen auf den somatischen Bahnen. Somatarche aber jene, durch welche eine solche Bahn angelegt wird, wo also aus der Theilung einer Keimbahnzelle einerseits eine die Keimbahn fortsetzende, und andererseits eine somatische Zelle entsteht.

Dass bei den phyletischen Theilungen die erblichen Anlagen auf die beiden Tochterzellen übergehen, kann keinem Zweifel unterworfen sein. Ebenso wenig, dass solches bei den somatarchen Theilungen für die die Keimbahn fortsetzende Tochterzelle der Fall ist. Ob es aber auch für die andere Schwester gilt, welche den Anfang einer somatischen Bahn bildet, darüber gehen die Meinungen noch auseinander. Und ob bei den somatischen Zelltheilungen neben der immer weitergehenden Anpassung und Spezialisirung der Zellen auch stets eine entsprechende Reduktion der latenten Anlagen einhergeht, soll im nächsten Kapitel besprochen werden.

Hier ist noch hervorzuheben, dass die aus somatarchen Zelltheilungen hervorgehenden, aufeinanderfolgenden Generationen von Keimbahnzellen keineswegs unter sich gleich sind. Man hat sie bisweilen alle als Keimzellen, oder auch als embryonale Zellen bezeichnet. Dazu liegt aber im Pflanzenreich kein zwingender Grund vor. Allerdings sind sie alle darin gleich, dass sie Träger der sämmtlichen erblichen Eigenschaften der Art sind. Aber nur im latenten Zustande. In Bezug auf ihre aktiven erblichen Eigenschaften können sie wesentlich verschieden sein. Und durchläuft die ganze Keimbahn auch nicht eine so reiche Fülle von Formen und Anpassungen, wie sie uns die somatischen

Zellen bieten, verglichen mit einer einzelnen, auch noch so reich verzweigten somatischen Bahn dürfte sie dieser an Abwechslung meist gar nicht nachstehen. Im Gegentheil, grade das Vermögen, nach einander die verschiedensten somatischen Bahnen aus sich hervorzubringen, deutet auf eine fortwährende Veränderung in ihrer Thätigkeit.

Die Keimbahnzellen sind gar nicht immer solche, welche zeitlebens im jugendlichen Zustande verweilen, oder welche zwischen rasch aufeinanderfolgenden Zelltheilungen nur ein kurzes individuelles Leben haben. Die Prothallien der Farne und Equiseten bestehen aus grünen, kräftig assimilirenden Zellen, durch deren Theilung zunächst nur ihre Anzahl vergrössert wird, bis schliesslich aus einigen unter ihnen die Geschlechtsorgane hervorgehen. Die Zellen auf den Hauptkeimbahnen sind hier also durch kein sichtbares Merkmal von den rein vegetativen Zellen unterschieden. Dasselbe gilt von den bereits mehrfach erwähnten pseudosomatischen Keimbahnen der Begonien.

Ueberall tritt uns klar der oben citirte Ausspruch **Darwin**'s entgegen, dass die Ueberlieferung und die Entwickelung erblicher Eigenschaften differente Vermögen sind. Sie gehen im Zellularstammbaume fast nirgendwo parallel.

Drittes Kapitel.

Weismann's Theorie des Keimplasmas.

§ 10. Die Bedeutung der Zellenstammbäume für die Lehre vom Keimplasma.

In den beiden ersten Kapiteln dieses Abschnittes habe ich die Zellenstammbäume für das Pflanzenreich eingehend

geschildert, und um ein klares Bild zu entwerfen, bin ich gezwungen gewesen, eine Reihe neuer Namen anzuwenden. Die Thatsache, dass alle Zellen des ganzen Pflanzenkörpers durch Theilung entstehen, wird jetzt allgemein anerkannt, und damit wird die Möglichkeit der Aufstellung der Zellenstammbäume selbstverständlich zugegeben. Auch haben verschiedene Forscher, sowohl von botanischer als von zoologischer Seite, auf den wissenschaftlichen Werth solcher Betrachtungen hingewiesen.

Die Ausarbeitung des Bildes schien mir aber, wie bereits im Anfange dieses Abschnittes bemerkt wurde, deshalb unerlässlich, weil bis jetzt die höheren Thiere bei Betrachtungen dieser Art in den Vordergrund gestellt worden sind, und weil dieses nur zu leicht zu einer einseitigen Auffassung führt. Denn hier ist der Unterschied zwischen den Keimzellen und den Körperelementen ein so grosser, dass er nur zu leicht den Eindruck eines prinzipiellen Gegensatzes macht.

Dieser Gegensatz ist von **Weismann** in seinen anziehenden Spekulationen über die „sterblichen" Körperzellen und die „unsterblichen" Keimzellen scharf betont worden [1]), und bildet zu einem grossen Theile die Grundlage für seine Theorie des Keimplasmas.

Diese Lehre und die darauf gegründete Hypothese der Ahnenplasmen haben wir bereits im ersten Theile einer Kritik unterworfen. Bei jener Gelegenheit (S. 54) habe ich darauf hingewiesen, dass sie auch einer eingehenden Betrachtung der Zellenstammbäume gegenüber nicht aufrecht erhalten werden kann. Jetzt, nachdem wir diese eingehender haben

---

[1]) **Weismann**, Ueber die Dauer des Lebens 1882; Ueber Leben und Tod 1884.

kennen gelernt, ist es somit unsere Aufgabe, diesen Anspruch zu begründen zu suchen.

Die wahre Bedeutung des Unterschiedes zwischen Keimbahnen und somatischen Zellen kann man nur dann richtig beurtheilen, wenn man den ganzen Reichthum der Verästelungen eines hochdifferenzirten Zellenstammbaumes überblickt. Und nur bei den Pflanzen erreicht diese Differenzirung den höchsten Grad. Zahllose Zwischenformen führen hier mit fast unmerklichen Uebergängen von der Hauptkeimbahn auf die somatischen Bahnen hinüber.

Grade aus diesem Grunde habe ich auf die Behandlung der Nebenkeimbahnen besonderes Gewicht gelegt. Sie fehlen den höheren Thieren. Im Pflanzenreich sind sie in allen Abstufungen vorhanden. Eine scharfe Grenze zwischen ihnen und den Hauptkeimbahnen nachzuweisen, habe ich nicht versucht; ein solcher Versuch würde an denselben Schwierigkeiten scheitern, welche die genaue Umgrenzung des Begriffes Individuum unmöglich machen. Man muss sich hier mit einer willkürlichen Grenze behelfen und wählt dazu diejenige, welche die bequemste zu sein scheint.

Ganz anderer Art sind die Schwierigkeiten, welche uns auf der Grenze zwischen Nebenkeimbahnen und somatischen Bahnen begegnen. Hier sind sie in der Unvollständigkeit unserer Kenntnisse begründet. Somatische Bahnen nenne ich solche, welche zur Fortpflanzung der Art nicht führen. Aber manche Zelle, mancher Gewebekomplex, welchen wir aus diesem Grunde jetzt somatisch nennen, wird sich bei späteren Versuchen als mit dem Vermögen der Reproduktion ausgestattet zu erkennen geben. Die Gruppe der pseudosomatischen Bahnen möge als Bei-

spiel erwähnt werden [1]), und auf weitere Beispiele komme ich im letzten Paragraphen dieses Abschnittes zurück.

Keimzellen und somatische Zellen stehen im Pflanzenreich somit nicht in prinzipiellem Gegensatz. Sie sind die Extreme einer langen Reihe von graduellen Unterschieden. Diesen Satz betrachte ich als eins der wichtigsten Ergebnisse der Betrachtung pflanzlicher Zellenstammbäume. **Sachs, Strasburger** und Andere haben die Bedeutung dieses Satzes hervorgehoben, und es scheint mir, dass die vorangehenden ausführlichen Schilderungen dazu werden beitragen können, der Ueberzeugung von seiner Richtigkeit allgemeinen Eingang zu verschaffen.

Auf den Gegensatz zwischen Keimzellen und somatischen Zellen hat **Weismann** seine Theorie des Keimplasmas gegründet. Dieses ist der stoffliche Träger der erblichen Anlagen, und muss somit in allen Keimzellen vorhanden sein. Aber nach **Weismann** braucht es nur in diesen erhalten zu werden, den somatischen Zellen darf es fehlen. Denn diese können die Art doch nicht reproduziren; sie sind auf die Entfaltung einer beschränkten Zahl erblicher Anlagen beschränkt. Sie brauchen somit nur den dazu erforderlichen Theil des Keimplasmas zu enthalten. Diese Erwägungen führen **Weismann** dazu, das Keimplasma als eine besondere Substanz zu betrachten, welche, im Gegensatz zum übrigen oder somatischen Plasma, der Träger der Erblichkeit ist.

Im ersten Theile haben wir gesehen, wie uns die Theorie des Keimplasmas bei der Erklärung der Organdifferenzirung im Stich lässt. Dort reicht die Annahme Einer Substanz nicht hin; besondere stoffliche Träger der einzelnen erb-

[1]) Vergl. dieses Kapitel § 6 S. 97.

lichen Anlagen, die sogenannten Pangene, waren zur Erklärung erforderlich. Ihre Annahme machte aber die Annahme des Keimplasmas mit deren Konsequenzen überflüssig.

Jetzt haben wir nachgewiesen, dass die empirische Grundlage für die Annahme des Keimplasmas, welche ja im prinzipiellen Gegensatz von Keim- und somatischen Zellen liegen sollte, nur eine scheinbare ist und bei einer möglichst eingehenden und allseitigen Behandlung der Zellularstammbäume verschwindet.

Die Annahme des Keimplasmas können wir also auch von dieser Seite nicht als berechtigt anerkennen. Denn wollten wir allen Zellen des ganzen Organismus Keimplasma zuschreiben, so würde die Hypothese dadurch überflüssig und die Bezeichnung nahezu gleichbedeutend mit Kernplasma werden.

Diese allgemein gehaltenen Auseinandersetzungen möchte ich in den beiden folgenden Paragraphen dieses Kapitels mehr in's Einzelne verfolgen.

§ 11. Die Ansichten der Botaniker.

Dass sämmtliche Keimbahnzellen die erblichen Eigenschaften ihrer Art, aktiv oder latent, in sich enthalten müssen, darüber kann ein Zweifel wohl nicht obwalten. Wie sich aber in dieser Beziehung die somatischen Zellen verhalten, lässt sich im Grossen und Ganzen durch das Experiment nicht entscheiden. Namentlich nicht im verneinenden Sinne, denn das Fehlen latenter erblicher Eigenschaften ist wohl nie experimentell zu beweisen. Höchstens machen die ganz vereinzelten kernlosen Zellen kernhaltiger Organismen eine Ausnahme. Positive Versuchsergebnisse

aber führen meistens dazu, die untersuchten, bis dahin somatisch genannten Zellen als Elemente einer Nebenkeimbahn erkennen zu lassen. Sie verschieben also die Grenze, entscheiden die Frage aber nicht.

Dennoch ist die Frage, wie wir im vorigen Paragraphen gesehen haben, von hoher theoretischer Bedeutung. Und so lange überhaupt über diesen Punkt nachgedacht worden ist, sind die Botaniker der Meinung gewesen, dass sämmtliche, oder doch wenigstens weitaus die meisten Zellen des Pflanzenkörpers in Bezug auf die latenten Eigenschaften gleich begabt sind. **Turpin** und **Schwann,** später **Müller** und **Hanstein,** in den letzten Jahren vor Allen aber **Vöchting** haben zur Vertheidigung und Entwickelung dieser Ansicht die Feder ergriffen.

Dieser herrschenden und so vielfach begründeten Lehre trat im Jahre 1885 **Weismann** entgegen. Er stellte seine bekannte Theorie über die Kontinuität des Keimplasmas auf und suchte dadurch eine Grundlage für eine Theorie der Vererbung zu schaffen.

Keimplasma nennt **Weismann** den stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften in ihrer Gesammtheit, also mit Einschluss der latenten. Somatisches Plasma dagegen die Träger der in der betreffenden Zelle aktiven Eigenschaften. Keiner Zelle fehlt somit somatisches Plasma, denn alle sind in gewissem Grade, sei es auch nur zur weiteren Theilung, aktiv. Das Keimplasma aber soll nach ihm auf diejenigen Zellen beschränkt sein, welche damit beauftragt sind, die erblichen Eigenschaften auf die späteren Generationen zu übertragen. Den eigentlichen somatischen Zellen soll es fehlen.

Innig mit dieser Auffassung verbunden ist für **Weismann** der Satz, dass der Charakter einer jeden Zelle durch

ihren Kern bestimmt wird [1]). Das spezifische Wesen einer Zelle beruht nach ihm in der Molekülarstruktur ihres Kernes, jede histologisch differenzirte Zellart besitzt somit ihr spezifisches Kernplasma [2]). Identisches Nucleoplasma bedingt ceteris paribus auch identische Zellkörper; bei jeder somatarchen Zelltheilung und ebenso bei den meisten somatischen Theilungen muss sich somit das Kernplasma in zwei ungleiche Hälften spalten, indem jeder Tochterzelle nur derjenige Theil der erblichen Eigenschaften beigegeben wird, dessen sie zur Erzeugung ihrer Nachkommenschaft bedarf [3]). Ist letztere unbegrenzt, wie auf den Keimbahnen, so erhält der Kern das volle Keimplasma; da aber die Nachkommenschaft einer somatarchen Zelle begrenzt und in ihrem morphologischen und physiologischen Entwickelungskreis beschränkt ist, so bekommt sie auch nur den entsprechenden Theil der erblichen Eigenschaften. Somit kein wahres Keim-, sondern nur somatisches Plasma.

Auf die Hypothese des Keimplasmas baut **Weismann** die des Ahnenplasmas, welche der Pangenesis direkt entgegengesetzt ist und im letzten Abschnitt des ersten Theiles einer Kritik unterworfen wurde. Hier gilt es aber, die empirische Berechtigung der Grundlage jener Annahme möglichst allseitig zu beleuchten.

Dass es **Weismann** nicht gelungen ist, die Botaniker zu überzeugen, zeigen die verschiedenen, namentlich von **Sachs** und **Strasburger** ihm gemachten Einwürfe. Diese laufen im Wesentlichen darauf hinaus, dass **Weismann** die Nebenkeimbahnen nicht hinreichend berücksichtigt hat, und sich dadurch hat verleiten lassen, einen schroffen

[1]) Z. B. Kontinuität des Keimplasmas S. 30.
[2]) l. c. S. 70.
[3]) Vergl. auch den ersten Theil, Abschnitt II Kap. II § 6.

Gegensatz zwischen Keimplasma und somatischem Plasma anzunehmen. Nun lehrt nicht nur das so wiederholt betonte Beispiel der Begonien, sondern die ganze so überaus reiche Lehre von den Adventivknospen, dass es zwischen Nebenkeimbahnen und somatischen Bahnen in der Pflanze nirgendwo eine scharfe Grenze giebt. Die letzteren sind nur ganz allmählig aus den ersteren entstanden. Und wenn sie auch oft das Vermögen der Reproduktion thatsächlich verloren haben, so spricht doch Alles dafür, dass sie es gar häufig potentiell noch besitzen. Mit anderen Worten, mit dem Verluste der Anpassung an die Reproduktion braucht der Verlust des Keimplasmas keineswegs nothwendig zusammen zu gehen.

Vöchting hat in seinem Buche über Organbildung im Pflanzenreich vor etwa zehn Jahren die damals bekannten Thatsachen mit den Ergebnissen seiner eigenen reichen Erfahrung zusammengestellt. Am Schlusse des ersten Bandes diskutirt er die schwebende Frage eingehend. Die Experimente lehren direkt (S. 251), dass „in jedem auch nur kleinen Bruchstück der Glieder eines Pflanzenkörpers die Elemente ruhen, aus denen sich bei Isolirung der ersteren unter geeigneten äusseren Bedingungen der ganze komplexe Körper aufbauen kann“. Allerdings gilt dieses nur unter der Bedingung, dass das Bruchstück eine Anzahl von Cambialzellen enthält. Auf dieser Grundlage wird nun die Frage diskutirt, „ob sich ein genügender Anhalt bietet, unseren Satz auf jeden beliebigen Komplex lebendiger vegetativer Zellen auszudehnen“. Diese Diskussion führt nun zu der Annahme, dass jede morphologische Gewebeform potentiell im Stande ist, Cambialzellen zu erzeugen, und somit den ganzen Organismus zu reproduziren. Da aber die Versuche bei Isolirung sehr

kleiner Gewebeparthien auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen, und da andererseits das Vermögen der Reproduktion als Anpassung in vielen Geweben sehr wohl verloren gegangen sein mag, so wird selbstverständlich kein „strenger Beweis zu liefern versucht, sondern nur dargethan, dass eine sehr nahe liegende Annahme wahrscheinlich richtig ist“ [1]).

Diese Annahme aber ist, in der jetzt üblich gewordenen Sprache, keine andere als die, dass alle, oder doch weitaus die meisten Zellen des Pflanzenkörpers die sämmtlichen erblichen Eigenschaften der Art im latenten Zustande enthalten. Und diese selbe Annahme habe ich durch die eingehende Schilderung der Zellularstammbäume an der Hand der neuesten Untersuchungen über die Regenerationserscheinungen soweit wie möglich empirisch zu begründen gesucht.

Allerdings ist nicht zu leugnen, dass die Ansicht **Weismann**'s in der üblichen Oekonomie der Natur eine wichtige theoretische Stütze hat. Wozu zahllosen Zellen und langen Zellgenerationen Eigenschaften mitzugeben, deren sie doch nie bedürfen werden? Doch ist nicht zu vergessen, dass eine solche Sparsamkeit vielleicht besondere Anpassungen erforderlich machen würde, und dass es somit im Grunde wohl einfacher sein könnte, in Bezug auf die latenten Eigenschaften überhaupt keine Differenzen zwischen den einzelnen Zellen einzurichten.

Ich möchte aber nicht so weit gehen, sämmtlichen somatischen Zellen alle latenten Eigenschaften zuzuerkennen. Erstens wäre eine solche Ansicht, wie im Anfang dieses

---

[1]) l. c. S. 251—253.

Paragraphen betont wurde, einer experimentellen Beweisführung doch unfähig, und somit dauernd steril. Dann aber habe ich auf die kernlosen Ascusschläuche hingewiesen, welche wohl ohne Zweifel somatische Bahnen ohne latente erbliche Anlagen darstellen, und somit die Annahme einer Reduktion dieser Eigenschaften auf anderen Bahnen gestatten. Ueberhaupt ist eine in geringen Stufen fortschreitende Differenzirung und Spezialisirung auch hier, unserer ganzen jetzigen Auffassung der lebendigen Natur nach, weitaus wahrscheinlicher, als der schroffe von **Weismann** angenommene Gegensatz zwischen den auserkorenen Trägern der Erblichkeit, und den nur mit den überhaupt für ihre Funktionen erforderlichen Erbstücken ausgestattenen somatischen Zellen.

Auch spricht sich **Weismann,** auf Grund der botanischen Thatsachen, dahin aus, „dass er kein theoretisches Hinderniss sehe, warum Keimplasma nicht unter Umständen auch Zellen von ausgeprägtem histologischen Charakter, ja sogar allen Zellen der ganzen Pflanze beigemengt sein könnte“. Für die Lebermoose giebt er diesen Schluss, wohl beispielsweise, als richtig zu[1]). Und je mehr man die Zellenstammbäume im Pflanzenreich studirt, um so mehr dringt sich uns die Ueberzeugung auf, dass ein prinzipieller Gegensatz zwischen Keimbahnzellen und somatischen Zellen in der Natur nicht vorhanden ist.

§ 12. Entscheidung durch das Studium der Gallen.

Mehrfach wurde im vorigen Paragraphen die Unmöglichkeit einer experimentellen Entscheidung, im Grossen

---

[1]) Zur Annahme einer Kontinuität des Keimplasmas, Berichte der Naturforsch. Ges. in Freiburg Bd. I Heft 1 1886 S. 10.

und Ganzen, der schwebenden Frage betont. Die Reproduktionserscheinungen an abgeschnittenen Pflanzentheilen weisen bis dahin unbekannte Nebenkeimbahnen auf, über die Natur der übrig bleibenden somatischen Bahnen lehren sie uns nichts.

Das Experiment, welches wir nicht durchführen können, machen aber die gallenbildenden Parasiten in so grosser Abwechslung, dass ein Blick auf ihre Produkte an dieser Stelle wohl gestattet sein mag. Die ausführlichen und eingehenden Untersuchungen **Beyerinck**'s haben unsere Kenntniss auf diesem Gebiete derart erweitert, dass die ganze Entwickelungsgeschichte, sowie der anatomische Bau im ausgewachsenen Zustand für alle wichtigeren Formen von Gallen klar vor uns liegt [1]). Es haben sich dabei hauptsächlich zwei für unsern Zweck wichtige Sätze ergeben. Erstens sind die Gallen, auch bei höchster Differenzirung, nur aus solchen anatomischen Elementen aufgebaut, welche auch sonst in der sie tragenden Pflanze gefunden werden. Nur die eigenthümliche, sich später in ein dünnwandiges Nahrungsgewebe verändernde Steinzellenschicht mancher Cynipidengallen macht eine bis jetzt nicht völlig erklärte, jedoch wohl nur scheinbare Ausnahme von dieser Regel. Zweitens aber haben die Pflanzen keine speziellen Anpassungen zum Zwecke der Gallenbildung; die Adaption liegt völlig auf der Seite des Parasiten, und dieser arbeitet nur mit den seinem Wirthe überhaupt zukommenden Eigenschaften.

---

[1]) **M. W. Beyerinck**, Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipidengallen. Veröffentlicht d. d. k. Akad. d. Wiss. zu Amsterdam 1882. — **Derselbe**, Die Galle von Cecidomyia Poae, in Bot. Zeitung 1885 Nr. 2, und Ueber das Cecidium von Nematus Capreae, Bot. Zeitung 1888 Nr. 1.

Aber die Gallen sind keineswegs beschränkt auf die anatomischen Elemente der Organe, auf denen sie entstehen. Zellen, welche die Pflanze sonst nur in der Rinde ihres Stammes bildet, kann man häufig in den Gallen blattbewohnender Cynipiden und Dipteren finden. Dasselbe gilt für die Gallen des Stammes und der Wurzel. Wir dürfen daraus ableiten, dass das Vermögen zur Hervorbringung dieser Elemente nicht nur jenen Organen eigen ist, welche sie im normalen Laufe entwickeln, sondern wohl auch allen übrigen Theilen der Pflanze.

Ganz besondere Beachtung verdienen hier die Wurzeln, welche zur Bedeckung der Gallen von Cecidomyia Poae an einem Orte entstehen, wo im Laufe der normalen Entwickelung weder die sie tragende Pflanze, Poa nemoralis, noch wohl irgend eine andere Grasart im Stande ist, Wurzeln zu erzeugen [1]). Die Larven benutzen hier also ein Vermögen, dessen Existenz wir ohne sie wohl nie hätten vermuthen, viel weniger nachweisen können. In **Beyerinck**'s Versuchen wuchsen diese Gallwurzeln zu normalen, reichverzweigten Wurzeln aus; die durch den Gallenreiz zur Thätigkeit gebrachten Zellen des Internodiums mussten also die dazu erforderlichen Eigenschaften im latenten Zustande besitzen.

Sogar eine direkte Umwandlung von anscheinend somatischen Bahnen in Keimbahnen ist durch die Untersuchungen des genannten Forschers wenn auch nicht völlig gelungen, so doch ihrem Abschlusse ziemlich nahe gebracht [2]). Die Gallen, welche die Blattwespe Nematus viminalis auf den Blättern von Salix purpurea erzeugt, besitzen eine ausserordentliche Vitalität. Im Anfange des Herbstes von

[1]) Bot. Zeitung 1885 l. c.

[2]) Bot. Zeitung 1888 Nr. 1 u. 2.

ihren Bewohnern verlassen, sind sie noch völlig turgescent. Werden sie jetzt in feuchten Humus vergraben, so überwintern sie und können selbst im nächstfolgenden Sommer ein neues Leben antreten. Sie bilden dabei neues Chlorophyll und ernähren sich mittelst dieses, und die besten unter ihnen gehen nun allmählig dazu über, adventive Wurzeln hervorzutreiben. Diese entstehen entweder an der äusseren oder auch an der inneren Fläche der die Höhlung umgebenden Wand, und setzen sich stets den Gefässbündelchen der Galle an. Ihrer mikroskopischen Struktur nach sind diese zu einer Länge von einigen Centimetern heranwachsenden Würzelchen mit den normalen jungen Wurzeln der betreffenden Weidenart identisch. Die dazu erforderlichen erblichen Eigenschaften müssen also in der Galle, in der wohl Niemand sonst eine Keimbahn vermuthet hätte, im latenten Zustand vorhanden sein.

Diese wichtigen Versuche werden für unseren Zweck noch lehrreicher werden, wenn es gelingt, die Gallwurzeln sich so weit entwickeln zu lassen, dass sie zur Bildung von Adventivknospen befähigt werden. Da aber die Wurzeln aller holzigen Gewächse dieses Vermögen besitzen, dürfen wir schon jetzt voraussagen, dass dieses Experiment gelingen wird. Vielleicht wird es dazu besonderer Maassregeln, wie z. B. eines Pfropfens auf die Wurzeln einer Weidenpflanze, bedürfen. Aber ohne Zweifel dürfen wir aus der von **Beyerinck** nachgewiesenen völligen Uebereinstimmung im anatomischen Bau ableiten, dass auch die physiologischen Eigenschaften der normalen und der Gallenwurzeln dieselben sein werden.

Und gelingt es einmal, auf diesem Wege aus der Galle eine ganze Weidenpflanze zu erziehen, so ist es klar, dass

in ersterer die sämmtlichen erblichen Eigenschaften der Weide latent vorhanden sind.

Dieses würde nun offenbar viel nutzloser sein, als ihre Anwesenheit auf irgend welchen beliebigen normalen somatischen Bahnen. Die Folgerung aber, dass Keimplasma keineswegs auf diejenigen Zellen beschränkt ist, welche dessen zu ihrer eigenen Entwickelung oder in ihrer Nachkommenschaft bedürfen, können wir aber schon jetzt als völlig gesichert betrachten.

Und dieses ist wohl die wichtigste Folgerung, welche wir aus diesem ganzen Abschnitte ableiten dürfen. Mit ihr haben wir Einen der Sätze gewonnen, welche als Grundlage für unsere Hypothese Verwendung finden werden. Wir kommen aber hierauf im letzten Abschnitt zurück.

Abschnitt II.

Panmeristische Zelltheilung.

Erstes Kapitel.

Die Organisation der Protoplaste.

§ 1. Die sichtbare Organisation.

Das Protoplasma ist der Träger der Lebenserscheinungen und somit auch der erblichen Eigenschaften. Jede Theorie der Vererbung muss also von einer bestimmten Ansicht über den Bau dieses wichtigen Körpers ausgehen. Aber die anatomische Forschung hat, trotz der erstaunenden Fortschritte des letzten Jahrzehntes grade auf diesem Ge-

biete, zu einer klaren und allgemein anerkannten Auffassung seiner Struktur noch nicht geführt.

Wesentlich hat dazu der Umstand beigetragen, dass die neueren Methoden im Studium des Zellkernes und seiner Theilung ein so wichtiges und an überraschenden Ergebnissen reiches Gebiet haben erkennen lassen, dass die Aufmerksamkeit sich diesem Organe vorwiegend und oft ausschliesslich zugewandt hat. Häufig begegnet man sogar Ansichten, welche das Protoplasma dem Kern gegenüber in den Hintergrund treten lassen.

Die Kernforschung ist aber jetzt so weit vorgeschritten, dass von dieser einseitigen Behandlung Abstand genommen werden kann. Die Untersuchungen von **Flemming, Strasburger** und so vielen anderen Forschern haben den Bau des Kernes und die Veränderungen dieses Baues während der Theilung enthüllt und unsere Kenntnisse, der Hauptsache nach, zu einem gewissen Abschlusse gebracht. Jetzt tritt, namentlich auf botanischem Gebiete, die Zelltheilung selbst wiederum in den Vordergrund der Forschung. Und dabei gilt es nicht nur, das Verhalten des Kernes dem Cytoplasma gegenüber festzustellen, sondern eine ebenso wesentliche Aufgabe ist es, zu ergründen, wie sich die einzelnen Organe des letzteren, und namentlich die Vacuolen, das Körnerplasma und die Hautschicht dabei benehmen. Denn vollständig wird unsere Kenntniss von der Zelltheilung erst dann, wenn dabei die sämmtlichen Organe der Protoplaste gleichmässig berücksichtigt werden.

Der geschilderte Gang der Forschung erklärt es, dass sogar eine praktische und einfache Bezeichnung für den lebendigen Inhaltskörper in der Zelle sich noch nicht zur allgemeinen Anerkennung hat aufschwingen können. Eine solche wurde von **Hanstein** in seinen bekannten Vorträgen

in dem Worte „Protoplast" vorgeschlagen [1]). Das Wort „Protoplasma" wurde ja von **Mohl** gebildet für die halbflüssige, stickstoffhaltige Substanz, „welche das Material für die Bildung des Nucleus und des Primordialschlauches liefert", und aus der die ersten festen Bildungen der künftigen Zelle hervorgehen [2]). Den geformten, aus dieser Substanz aufgebauten Körper nannte man vielfach Protoplasmakörper, Plasmakörper, bisweilen sogar Protoplasmaklümpchen oder Plasmatropfen, Ausdrücke, welche offenbar ungeeignet sind, eine klare Vorstellung bei Lesern und Hörern wachzurufen.

Diesen Bezeichnungen gegenüber hebt das **Hanstein**'sche Wort die Individualität des lebendigen Zelleninhaltes scharf und deutlich hervor. Diese Individualität ist schon seit langer Zeit von den besten Forschern anerkannt worden. Sagte doch schon **Brücke** im Jahre 1862, das Protoplasma sei ein organischer Körper, kein Flüssigkeitstropfen, sondern ein Elementarorganismus [2]). Doch der Mangel eines geeigneten Namens schadete der Klärung der Begriffe, und diesem Mangel wurde erst durch **Hanstein** abgeholfen. **Klebs** und Andere haben seine Bezeichnung acceptirt, und durch ihren Einfluss wird sie ohne Zweifel in immer weiteren Kreisen Eingang finden.

Die Protoplaste sind im wahren Sinne des Wortes Elementarorganismen. Sie bestehen deutlich aus einzelnen, mehr oder weniger scharf von einander getrennten Organen, welche einander gegenüber einen hohen Grad von Selbständigkeit besitzen. Bei weitaus den meisten Pflanzen liegt

---

[1]) **J. von Hanstein**, Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen 1880, I. Theil.

[2]) Mohl, Bot. Zeitung 1846 S. 75.

[3]) **E. Brücke**, Sitzungsber. d. k. k. Akad. Wien, 1861.

dieser Bau klar vor uns, bei den niedersten Organismen aber fehlt diese Differenzirung völlig oder ist sie doch nur in beschränktem Maasse vorhanden. Bisweilen begegnet man, auch für keineswegs jeder Gliederung entbehrende Organismen, dem Ausdrucke „nicht-organisirtes Plasma". Aber ohne Zweifel hat man diese Bezeichnung nur so aufzufassen, dass die bis dahin angewandten Mittel eine Einsicht in die Organisation noch nicht eröffnet haben, nicht aber so, als ob das Fehlen jeglicher Gliederung eingehend studirt und endgültig nachgewiesen wäre.

Zweites Kapitel.

Historische und kritische Betrachtungen.

§ 2. Die neogenetische und die panmeristische Auffassung der Zelltheilung.

Noch vor wenigen Jahrzehnten nahm man allgemein an, dass die einzelnen Organe, wie der Kern und die Chlorophyllkörner, jedesmal, oder doch wenigstens sehr häufig durch Differenzirung aus dem undifferenzirten Protoplasma entstehen konnten. Diese Neubildung ist aber durch die Untersuchungen der letzten Zeit in keinem einzigen Falle bestätigt worden. Ueberall, wo man die Entstehung eines Organes genau und eingehend mit den jetzigen Hülfsmitteln erforscht hat, hat sich gezeigt, dass sie auf einer Theilung bereits vorhandener differenzirter Glieder beruht.

Die Organisation der Protoplaste ist keine periodische oder nur in den erwachsenen Zellen zu Tage tretende. Sie ist eine permanente, allen Zellen in allen Entwickelungs-

zuständen zukommende. Die Annahme der Neubildung macht überall der Erkenntnis der Theilung Platz: die neogenetische Auffassung weicht der panmeristischen [1]).

Von Interesse ist es, den Gang der Entwickelung unserer Kenntnisse zu überblicken. In seiner Lehre von der Pfanzenzelle beschreibt **Hofmeister** die Entstehung der Zellkerne nach den damaligen Kenntnissen. Sie tauchen im Protoplasma als Tropfen oder Massen durchsichtiger homogener Substanz auf, entweder in wenigkernigen Zellen gleich anfangs von der definitiven Grösse, in vielkernigen Zellen aber zunächst als kleinere, sich durch Wachsthum vergrössernde Gebilde. Bisweilen enthalten sie bei ihrem ersten Sichtbarwerden schon Kernkörperchen, oft sind sie dann aber ohne alle feste Bildung im Innern und bekommen solche erst späterhin. Jeder Zelltheilung pflegt ein Verschwinden des Kernes voranzugehen, dem dann das Auftauchen zweier, resp. mehrerer neuer Kerne folgt [2]).

Die umfassenden Untersuchungen von **Strasburger** und **Schmitz** haben zunächst für einzelne, dann aber für immer mehr Fälle diese Ansicht als irrthümlich dargethan, und überall, wo man bis dahin ein Verschwinden und nachheriges Auftauchen von Kernen annahm, die Entstehung der neuen Kerne durch Theilung des ursprünglichen nachgewiesen. Ausnahmen von dieser Regel sind jetzt nicht mehr bekannt.

Genau in derselben Weise ist es mit den Chlorophyll-

---

[1]) Panmeristisch nenne ich die Ansicht, dass sämmtliche Organe der Protoplaste sich, in der Regel, nur durch Theilung vermehren. Diese Ansicht wurde für die Pflanzenzellen zuerst in meinen Plasmolytischen Studien aufgestellt. Vergl. Pringsh. Jahrb. Bd. XVI S. 489 ff.

[2]) **Hofmeister**, Die Lehre von der Pflanzenzelle 1867 S. 79.

körnern gegangen. Noch in der letzten Auflage seines Lehrbuchs[1]) sagte **Sachs:** „Die Chlorophyllkörper entstehen in den jungen Zellen durch Sonderung des Protoplasmas in farblose und in ergrünende, sich scharf abgrenzende Portionen. Der Vorgang kann so aufgefasst werden, dass in dem anfangs homogenen Protoplasma kleinste Theilchen von etwas verschiedener Natur verbreitet sind oder erst entstehen, die sich dann an bestimmten Stellen sammeln und als gesonderte Massen auftreten." Dass die so entstandenen grünen Körner sich durch Theilung weiter vermehren konnten, und dass die Chlorophyllkörper vieler Algen gewöhnlich bei jeder Zelltheilung von der sich bildenden Wand durchschnitten werden, ist der Beobachtung leicht zugänglich, und war auch damals nicht unbekannt.

Aber erst **Schmitz** zeigte, dass Theilung bei den Algen der einzige Weg ist, auf dem die Chromatophoren neugebildet werden [2]). Diesen Gedanken bei den Phanerogamen verfolgend, entdeckte dann **Schimper** die farblosen Organe der jugendlichen Zellen, welche in diesen ausschliesslich mit der Stärkebildung beauftragt sind, und durch deren Ergrünung die eigentlichen Chlorophyllkörner gebildet werden. Jene Amyloplaste vermehren sich in allen beobachteten Fällen nur durch Theilung, und **Schimper** sowie **Arthur Meyer** haben die Beobachtungen über diese Entstehungsweise derart gehäuft, dass die frühere Ansicht jetzt wohl von allen Botanikern verlassen worden ist. Manche spezielle Fälle harren allerdings noch der Klärung, so lange sie aber nicht genau untersucht sind, liegt kein Grund vor, die alte Auffassung für sie als wahrscheinlicher zu betrachten als die neue.

---

[1]) Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. 1874 S. 46.

[2]) **F. Schmitz**, Die Chromatophoren der Algen, 1882.

Aehnlich verhält es sich mit den Vacuolen. Noch vor etwa vier Jahren betrachtete man diese allgemein als durch Neubildung im Protoplasma, in Folge der Ausscheidung überflüssigen Imbibitionswassers, entstanden. In meinen „Plasmolytischen Studien über die Wand der Vacuolen" habe ich aber die Meinung begründet, dass auch für sie die für Kern und Trophoplaste [1]) gültige Entstehungsweise die einzige wirkliche sein dürfte [2]). Ich stützte mich dabei auf den Nachweis, dass sämmtliche Vacuolen von einer lebendigen Wand umgeben sind, welche nach der von mir vorgeschlagenen Methode stets leicht und sicher nachzuweisen ist, und welche ich mit demselben Rechte wie die Kerne und Chromatophoren als ein Organ des Protoplasten betrachten zu dürfen glaubte.

Diese, aus meiner panmeristischen Auffassung der Zelltheilung abgeleitete Folgerung ist durch die Untersuchungen **Went**'s völlig bestätigt worden [3]). Damit ist aber, meiner Ansicht nach, die Berechtigung dieser Auffassung gegenüber der neogenetischen bewiesen worden. Die Sachlage hat sich jetzt umgekehrt. Während bis dahin noch das Verhalten des Kerns und der Chromatophoren als ein eigenthümliches betrachtet werden konnte, spricht jetzt die Wahrscheinlichkeit viel mehr dafür, dass die verschiedenen Glieder eines Protoplasten dieselbe Entstehungsweise besitzen werden, und dass sie somit nur insofern auf

---

[1]) Mit diesem Namen bezeichnet **Arthur Meyer** die Amyloplaste und ihre Derivate (Chlorophyllkörner, Farbstoffkörper u. s. w.).

[2]) **Pringsheim**'s Jahrbücher für wissenschaftl. Bot. Bd. XVI 1885 S. 489—505.

[3]) **F. A. F. C. Went**, De jongste toestanden der vacuolen, Amsterdam 1886. Les premiers états des vacuoles, in Archiv. Néerl. 1887 und: Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung, in **Pringsheim**'s Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIX 1888 S. 295.

den Rang selbständiger Organe Anspruch haben, als sie dieser Regel folgen.

Nachdem nun für Kern, Trophoplaste und Vacuolen die Entstehungsweise in der Hauptsache feststeht, und nachdem die Arbeiten **Wakker**'s die Kristalle, die meisten Kristalloide und die Aleuronkörner als Inhaltsgebilde der Vacuolen haben kennen gelehrt [1]), dreht sich die Frage vorwiegend um die Hautschicht und das Körnerplasma [2]). Ueber ihr Verhalten bei der Zellbildung sind unsere Kenntnisse noch wesentlich dieselben, wie zu den Zeiten **Mohl**'s und **Hofmeister**'s. Allerdings ist unsere Vorstellung über den Zelltheilungsprozess namentlich durch **Strasburger**'s Arbeiten eine viel eingehendere geworden, aber grade die Frage nach der ersten Anlage der Scheidewand, welche längere Zeit in neogenetischer Richtung entschieden schien, ist durch die später zu besprechende Entdeckung des Zellringes von **Went** [3]), so wie durch die Einwürfe anderer Forscher wieder äusserst unsicher geworden.

Aus diesen Gründen glaube ich, dass eine kritische Revision unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete jetzt wesentlichen Nutzen haben kann. Es wird sich dabei zeigen, wie fast in allen Fällen das Verhalten von Hautschicht und Körnerplasma bei der Zellbildung thatsächlich unbekannt ist. Wenigstens in allen Fällen, welche der panmeristischen Auffassung zu widersprechen scheinen.

Es handelt sich dabei nicht um die Frage, ob diese

---

1) **J. H. Wakker**, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzellen. **Pringsheim**'s Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. XIX 1888 S. 423. Vorläufige Mittheilungen finden sich im Maandblad v. Natuurwetensch. 1886 Nr. 7, 1887 Nr. 5 u. 6 und Botan. Centralblatt Bd. XXXIII Nr. 12.

2) Vergl. diesen Abschnitt § 6.

3) Vergl. diesen Abschnitt § 7 u. 8.

letztere Auffassung richtig ist, oder nicht. Dieses scheint mir durch die Untersuchungen der namhaft gemachten Forscher über allen Zweifel erhoben. Sondern nur darum, ob bei dieser Auffassung Körnerplasma und Hautschicht als zwei prinzipiell differente Organe zu betrachten sind, welche ebenso wenig in einander übergehen wie der Kern und die Chromatophoren, oder ob sie zu einander in einer ähnlichen Beziehung stehen wie die Amyloplaste und die Chlorophyllkörner. So lange man meinte, dass das Körnerplasma durch innere Differenzirung die übrigen Glieder hervorzubringen im Stande war, lag es auf der Hand, eine ähnliche Entstehungsweise für die Hautschicht anzunehmen. Es kann uns also nicht Wunder nehmen, dass diese auch jetzt noch allgemein als die thatsächlich vorhandene betrachtet wird.

Allbekannt ist das Beispiel, welches schon von **Mohl** als Typus der Zelltheilung hingestellt wurde, und an welches sich die historisch merkwürdigen Diskussionen knüpften über die Frage, ob der Protoplasmakörper bei diesem Vorgange eine passive oder eine aktive Rolle spielte. Wie **Mohl**'s Typus der Fadenalgen, Cladophora, verhält sich die in neuerer Zeit für dieses Studium beliebtere Spirogyra. Hautschicht und Körnerplasma falten sich auf der künftigen Grenzlinie zu einem Ringe, welcher von aussen nach innen fortwachsend den übrigen Theil des Zellinhaltes anscheinend einfach durchschnürt. Die beiden neuen Theile der Hautschicht für die Tochterzellen entstehen als Fortsetzung der alten Hautschicht.

Ein schönes Beispiel panmeristischer Zelltheilung bieten auch, nach **Klebs**' klaren Darstellungen, die Eugleniden [1]).

---

[1]) **G. Klebs** in Arbeiten d. Bot. Instit. in Tübingen I S. 282.

Es wäre äusserst unwahrscheinlich, dass bei einem solchen prinzipiellen Vorgang die höheren Pflanzen sich anders verhalten würden wie die niederen. Dass in Nebensachen Verschiedenheiten obwalten, ist selbstverständlich, und Jedermann weiss, dass namentlich in der relativen Dauer der einzelnen Abschnitte des Prozesses wichtige Unterschiede vorhanden sind. Und dasselbe gilt von der Art und Weise, wie dafür gesorgt wird, dass jede Tochterzelle ihren eigenen Kern bekommt. Dass aber die Ergänzung der Hautschicht durch Einschaltung eines völlig neugebildeten Stückes stattfinden würde, ist unseren sonstigen Kenntnissen gegenüber so abweichend, dass man es keineswegs, auf die älteren Untersuchungen stützend, annehmen darf. Jedenfalls muss es so lange angezweifelt werden, bis direkte Beobachtungen angeführt werden können.

Solches ist aber augenblicklich nicht der Fall, wie ich in dem letzten Kapitel dieses Abschnittes zu zeigen versuchen werde. Im Gegentheil sprechen manche Thatsachen bereits jetzt für die völlige Autonomie der Hautschicht, wenn auch noch nicht mit hinreichender Sicherheit, um einen endgültigen Beweis zu liefern.

Wie dem aber sein mag, ob die Hautschicht aus dem Körnerplasma hervorgehen kann, oder ob beide einander gegenüber autonom sind, jedenfalls steht es fest, dass einerseits diese beiden, und andererseits der Kern, die Trophoplaste und die Vacuolen selbständige Organe sind, welche sich, im normalen Laufe der Dinge, nur durch Theilung vermehren.

Die Organisation der Protoplaste ist somit erblich, und zwar nicht in dem Sinne, wie die Organisation der höheren Organismen in jedem Individuum durch die Entwickelung unsichtbarer erblicher Anlagen reproduzirt wird, sondern

durch direkten Uebergang aller, den Organismus zusammenstellenden Organe aus der Mutterzelle auf ihre Töchter.

Die Bedeutung dieses Satzes für unsere Hypothese der intracellularen Pangenesis wird im letzten Abschnitte besprochen werden. Hier aber wollen wir die thatsächliche Grundlage eingehender kennen lernen, auf welche er sich stützt.

§ 3. Die Zelltheilung nach dem Typus Mohl's.

Die „Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle" von **Hugo von Mohl**[1]) sind durch lange Zeiten die wesentlichste Quelle gewesen, aus der die angehenden Botaniker ihre Kenntnisse über diesen Gegenstand schöpften. Erst **Hofmeister**'s Pflanzenzelle (1867) und das Lehrbuch von **Sachs** (1868) haben ihrer Herrschaft ein Ende gemacht, doch sind wohl noch zahlreiche Abbildungen und Sätze aus jenen Grundzügen bei den älteren Botanikern in lebhafter Erinnerung.

Die Vermehrung der Zellen durch Theilung wird in diesem Buche[2]) von **Mohl** in folgender Weise beschrieben. Sie „wird durch Veränderungen eingeleitet, welche der Primordialschlauch der sich theilenden Zelle erleidet, in deren Folge sich Scheidewände entwickeln, welche von der Peripherie der Zelle allmählig nach innen zu wachsen und die Zellhöhlung in zwei oder mehrere getrennte Höhlungen abtheilen". Zu unterscheiden sind dabei die Fälle, wo der Zelltheilung eine Verdoppelung des Kernes vorangeht, von denen, wo solches nicht der Fall ist (unseren jetzigen vielkernigen Zellen). Dieser letztere seltnere, aber einfachere

---

[1]) In **Wagner**'s Handwörterbuch der Physiologie, 1851, erschienen.
[2]) l. c. S. 211.

Fall tritt bei Conferva glomerata auf, und deshalb fängt **Mohl** seine Schilderung mit dieser Alge an. Aber auch dort, wo die Bildung zweier neuer Kerne der Entstehung der Scheidewand vorangeht, geschieht dieser letztere Prozess auf dieselbe Weise wie bei der genannten Conferva. Und zwar sowohl unter den Algen, wie bei den höheren Gewächsen.

Stets ergänzt sich also nach **Mohl** die Hautschicht in der Art, dass die neuen Theile aus den alten hervorwachsen.

In historischer Hinsicht ist nun hervorzuheben, dass dieser Satz für die von **Mohl** in den Vordergrund gestellten Algen von sämmtlichen späteren Untersuchern bestätigt worden ist [1]). Hier ist seine Richtigkeit über allen Zweifel erhoben, und kann von Jedem leicht kontrolirt werden. Wer also aus theoretischen Gründen anzunehmen geneigt ist, dass bei der Zelltheilung überall im Pflanzenreich dieselben Prinzipien gelten, wird den in Rede stehenden Fall noch stets mit **Mohl** als Typus betrachten müssen.

Bei den einkernigen Zellen pflegen äusserst merkwürdige Einrichtungen vorhanden zu sein, deren Aufgabe es ist, die neue Scheidewand genau zwischen den beiden neuen Kernen hindurchzuführen. Nach unserer jetzigen Auffassung von der Bedeutung des Kernes kann dieses kein Wunder nehmen, denn was wäre eine Zelle ohne ihre erblichen Eigenschaften! Bei den höheren Pflanzen sind diese Einrichtungen noch nicht in jeder Beziehung klargelegt, solches ist aber für die Spirogyren, namentlich durch die wiederholten Veröffentlichungen **Strasburger**'s in hohem Maasse der Fall. Wir wollen also den Vorgang bei dieser Pflanze an der

---

[1]) Zelltheilung durch Einschnürung ist bei den niederen Algen weit verbreitet. Vergl. z. B. **Klebs**, Arbeiten d. Bot. Inst. in Tübingen Bd. I S. 336—343.

Hand der letzten Beschreibung dieses Forschers so weit schildern, als für unsere Zwecke erforderlich ist.

In der Zeit [1]), wo der Kern sich dem Ende der Prophase nähert, sammelt sich das Protoplasma um ihn an und nimmt in der Gegend der Pole des Kernes parallelstreifige Struktur an. Es wird bald klar, dass es sich um die Anlage der Spindelfasern handelt. Diese bilden sich rasch aus und setzen sich durch das Innere der Kernhöhle hindurch fort, um von den beiden Endflächen her mit einander in Berührung zu treten. Für die etwaige Annahme, dass die im Innern dieser Höhle auftretenden Spindelfasern anderen Ursprungs als die ausserhalb befindlichen sein sollten, liegt kein stichhaltiger Grund vor. Im Aequator der Spindel häuft sich die chromatische Substanz, die einzelnen Fasern an ihrem Umkreise berührend.

Nun vollzieht sich die Ausbildung und Längsspaltung der Kernschleifen, von der Trennung und dem Auseinanderrücken der beiden Hälften der Segmente gefolgt. In dieser Periode sieht man klar, dass es nicht allen Spindelfasern gelungen ist, sich mit den gegenüberliegenden zu verbinden. Nur diejenigen, denen dieses gelang, werden als Verbindungsfasern zwischen den beiden auseinander rückenden jungen Kernen erhalten. Der zwischen diesen entstehende Raum ist nach aussen von einem Protoplasmamantel umgrenzt, und augenscheinlich sammelt sich in ihm ein osmotisch wirksamer Stoff an, der die Vergrösserung dieses Raumes besorgt und die jungen Kerne auseinander drängt. Inzwischen wird die Zahl der Verbindungsfäden auf dem Mantel dieses Raumes immer geringer, der Mantel selbst in transversaler Richtung immer mehr hervorgetrieben und

---

[1]) Das Folgende nach **Strasburger**, Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich, 1888 S. 9—23.

dementsprechend dünner. Doch bleibt er scharf und deutlich sichtbar. Der Raum hat jetzt die bekannte Tonnengestalt angenommen, seine Wand wird als Verbindungsschlauch bezeichnet und bleibt dauernd als eine allseitig geschlossene gespannte Blase sichtbar. Schliesslich erreicht dieser Schlauch, indem er in äquatorialer Richtung stark gedehnt wird, die protoplasmatische Ansammlung am Rande der vordringenden Scheidewand. Er verbindet sich mit dieser und wird jetzt allmählig von ihr eingedrückt und schliesslich durchgeschnürt.

Nach den von **Went** und mir aufgefundenen Prinzipien der Vacuolenlehre ist es wahrscheinlich, dass der osmotische Stoffe enthaltende, vom Verbindungsschlauch umgrenzte Raum eine Vacuole ist, welche dann, **Strasburger**'s Auffassung entgegen [1]), von aussen her zwischen die beiden jungen Kerne eingedrungen sein muss. Ebenso deutlich ist es, dass diese Vacuole von einer eigenen Wand umgeben sein muss, und dass diese also die innere Schicht des Verbindungsschlauches bildet. Letzterer ist gegen die übrigen Vacuolen des Zellraumes gleichfalls durch eine Wand abgegrenzt, und zwischen beiden Wänden liegt, wenigstens anfangs, Körnerplasma Die Veränderungen jener, das Innere der Tonne bildenden Vacuole während des ganzen Prozesses bedürfen aber selbstverständlich noch einer speziellen, an lebendem Material anzustellenden Untersuchung [2]).

Keinem Zweifel kann aber die Richtigkeit von **Strasburger**'s Auffassung unterworfen sein, wo er den ganzen Vorgang der Zelltheilung, mit alleiniger Ausnahme der

---

1) l. c. S. 17.

2) **Zacharias** betont in seiner Besprechung der **Strasburger**'schen Arbeit in der Bot. Zeitung 1888 S. 449 gleichfalls, „dass am lebenden Objekt Dinge vorhanden sein können, die man dort besser erkennen und beurtheilen kann, als am fixirten und tingirten".



Theilung des Kernes, in das Protoplasma selbst verlegt. Die Tochterkerne sind dabei passiv, das Cytoplasma ist allein das treibende Element.

Die Chlorophyllbänder, die Vacuole und das Körnerplasma werden von der in das Innere hineinwachsenden Hautschicht einfach durchgeschnürt; die Hautschicht selbst trennt sich am Ende in derselben Weise, nachdem sie das in der Mitte des Ringes übrig gebliebene Loch völlig verschlossen hat.

Bei denjenigen vielkernigen Algen, deren Kerne regelmässig über das ganze wandständige Protoplasma vertheilt sind, hat man keine besondern Einrichtungen beobachtet, um bei den Zelltheilungen jeder Tochterzelle den Besitz einer oder mehrerer Kerne zu sichern. Auch scheinen diese bei der grossen Anzahl und der gleichmässigen Verbreitung der Kerne gar nicht erforderlich zu sein. Kernspindel und Kerntonne haben also hier ihre Bedeutung verloren, und sind dementsprechend, wenigstens in der Regel, wohl auch nicht vorhanden. Die Zelltheilung wird wesentlich nur von der Hautschicht und dem Körnerplasma besorgt.

Für das richtige Verständniss der Vorgänge der normalen Zelltheilung ist ein Satz von hervorragender Bedeutung, welcher durch künstliche Theilungsversuche lebendiger Protoplaste in älterer und neuerer Zeit gewonnen worden ist. Ich meine nicht die adaptiven Regenerationsvorgänge nach Verwundungen. Diese sollen im nächsten Paragraphen besprochen werden. Sondern das Durchschnüren des übrigens unverletzten Zellinhaltes in ganzen Zellen und die Theilung der Protoplaste in zwei oder mehrere Stücke bei der Plasmolyse. Die betreffenden Fälle habe ich in meinen Plasmolytischen Studien über

die Wand der Vacuolen zusammengestellt [1]); sie lehren, dass bei künstlicher Durchschnürung eines Protoplasten die Hautschicht, die Wand der Vacuole und das Körnerplasma anscheinend ohne irgend welche Schwierigkeit ihre Ränder schliessen und sich zu einer neuen Einheit abrunden. Bei plasmolytischen Versuchen ist solches leicht zu konstatiren; hier sieht man auch, wie bei der Aufhebung der Plasmolyse öfters die Theilstücke wieder zusammenfliessen, indem ihre Glieder sich mit den gleichnamigen Organen der übrigen Theilstücke desselben Protoplasten verbinden.

Dieses Vermögen, sich mit gleichnamigen Theilen zu verbinden, scheint den drei namhaft gemachten Organen der pflanzlichen Protoplaste allgemein zuzukommen. Die Wände der Vacuolen zeigen es überall dort, wo die zahlreichen Saftblasen junger Gewebezellen sich während des raschen Wachsthumes beim Uebergang in den fertigen Zustand zu einer einzigen grossen Vacuole vereinigen. Bei der Vereinigung zweier oder mehrerer gleichartiger Protoplaste zu einem sogenannten Symplasten findet, wenigstens in manchen Fällen, ähnliches sowohl mit diesen Wänden, wie mit der Hautschicht und dem Körnerplasma statt, wie die Ontogenie der Milchsaftgefässe wohl am deutlichsten lehrt. Ein Verschmelzen gleichnamiger Theile ist auch bei den Füsschen mancher Rhizopoden wiederholt beobachtet und beschrieben worden.

Zu dieser Verbindung bedarf es, ausser dem erforderlichen Grade der Homogenität, soviel wir wissen, nur der einfachen Berührung. Wir dürfen sie also als einen mechanischen Vorgang betrachten und als Element bei der Er-

---

[1]) Pringsh. Jahrb. Bd. XVI S. 501—505.

klärung der normalen Zelltheilung benützen. Sie besorgt bei den Spirogyren offenbar den Anschluss des Verbindungsschlauches an den nach innen hervorwachsenden Ring und beherrscht später den endgültigen Schluss der im Ringe verbleibenden Oeffnung.

§ 4. Regeneration der Protoplaste nach Verwundung.

Wenn auch im normalen Laufe der Entwickelung die einzelnen Organe sich nur durch Theilung vermehren, so folgt daraus noch nicht mit Nothwendigkeit, dass diese Regel eine ausnahmslose sein muss, und dass es nicht Fälle geben kann, wo die Natur in anderer Weise ihre Zwecke zu erreichen sucht. Namentlich dort, wo durch äussere Eingriffe, wie Verwundungen oder Zerstückelungen, einzelne Glieder eines Protoplasten vollständig verloren gegangen sind, liesse sich erwarten, dass eine Regeneration auf anderem Wege möglich sein könnte.

Augenblicklich sprechen die vorhandenen Beobachtungen allerdings nicht dafür, dass solche Fälle thatsächlich vorkommen. Das schliesst aber deren Möglichkeit noch keineswegs aus. Und auf diese Möglichkeit möchte ich hier mit grosser Bestimmtheit hinweisen, weil die Hypothese der intracellularen Pangenesis eine gelegentliche Neubildung von solchen Organen aus den vom Kern ausgegangenen Pangenen gar nicht als unmöglich betrachten lässt.

Nach den bis jetzt veröffentlichten Thatsachen zu urtheilen, scheinen sich aber die Erscheinungen der Regeneration nach Verwundung den normalen Vorgängen eng anzuschliessen. Eine Neubildung von Kern und Chromatophoren ist dabei, wenigstens in der letzten Zeit, wohl

von Niemand behauptet worden. Ueber ein etwaiges Auftauchen von neuen Vacuolen liegen nur wenige Beobachtungen vor. Diese wurden von **Went** grade zur Prüfung der einschlägigen Frage angestellt und lehren wenigstens das Eine mit Bestimmtheit, dass überall dort, wo man bis dahin eine Neubildung normaler Vacuolen glaubte annehmen zu müssen, eine solche nicht stattfindet. Denn die beobachteten Vacuolen entstehen theils durch Abschnürung aus der grossen Saftblase der Zelle, theils durch Anschwellen der kleineren im Körnerplasma suspendirten. Namentlich für die zuerst von **Hanstein** und nachher von so vielen Forschern studirte Vaucheria kann hierüber ein begründeter Zweifel wohl nicht mehr obwalten [1]).

Seitdem ich in meinen Plasmolytischen Studien die Meinung ausgesprochen und zu begründen gesucht habe, dass die Hautschicht ein besonderes Organ des Protoplasten ist [2]), sind entscheidende Thatsachen über diese Frage nicht aufgefunden worden. Wohl ist **Klebs** meiner Auffassung auf Grund seiner an Vaucheria angestellten Beobachtungen entgegengetreten [3]). Dieser Forscher hat in das Studium dieser Vorgänge eine neue Methode eingeführt, welche es gestattet, die ersten Anfänge einer Zellhautbildung um ausgetretene Protoplasmamassen leicht und sicher nachzuweisen. Er färbt das Wasser oder die verdünnte Lösung, in der die Fäden durchschnitten werden, mit Congoroth, welches grade von den jungen Zellhäuten mit grosser Begier gespeichert wird.

Zu einer Entscheidung über die von mir aufgeworfene

---

[1]) **F. Went** in **Pringsheim's** Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIX S. 330—341.

[2]) Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI S. 493.

[3]) Arbeiten des Bot. Instituts in Tübingen, Bd. II S. 510.

Frage führt diese Methode aber noch nicht, da es, wie auch **Klebs** hervorhebt, an einem Mittel fehlt, um über die An- oder Abwesenheit einer Hautschicht an einer Zellhaut bildenden Portion des zerstückelten Protoplasten zu entscheiden. „Unter den freischwimmenden Plasmaballen giebt es dann immer eine Anzahl selbst ganz grosser und inhaltsreicher, welche mehrere Tage leben, aber ohne Zellhaut zu bilden.“ Bei den meisten zeigen sich aber sehr bald Anfänge der Zellhautbildung[1]). Worin aber der Unterschied in dem Verhalten dieser beiden Arten von abgetrennten Theilen begründet ist, wurde von **Klebs** nicht näher untersucht. Meine Vermuthung, dass den ersteren die Hautschicht mangelt, die letzteren aber dieses Organes bei ihrer Abtrennung theilhaft geworden sind, ist dadurch somit noch keineswegs widerlegt.

Auch scheint mir die grosse Dehnbarkeit der Hautschicht bei dem enormen Anschwellen der später Zellhaut bildenden Blasen keineswegs unwahrscheinlich oder auch nur auffallend. Dass die Dehnbarkeit nicht nur der Hautschicht, sondern auch der Vacuolenwand und vielleicht auch des Körnerplasma eine sehr bedeutende ist, lehren uns die plasmolystischen Versuche fast bei jedem Schritt. Und dass die angeschwollenen Ballen der Vaucheria nur solche Vacuolen enthalten, welche durch Vergrösserung und meist auch durch Theilung aus in der unverletzten Pflanze vorhandenen Saftblasen entstanden sind, hat **Went** gründlich dargethan. Die Annahme einer Dehnbarkeit der Hautschicht, welche nicht wesentlich grösser zu sein braucht als die nachgewiesene Dehnbarkeit der Vacuolenwand, kann also nicht besonders befremden.

Die Regenationserscheinungen der Vaucheria be-

[1]) l. c. S. 507.

dürfen also in diesem Punkte noch erneuter Untersuchung. Solange aber ein thatsächlicher Beweis für eine Zellhautbildung ohne Hautschicht, oder für eine von der alten unabhängige Neubildung dieses Organes nicht erbracht worden ist, kann diesem Beispiele nicht jene grosse Bedeutung zuerkannt werden, welche manche Schriftsteller ihm zuschreiben.

Wichtig sind hier auch die Beobachtungen von **Haberlandt** über dieselbe Erscheinung [1]). Dieser Forscher richtete seine Aufmerksamkeit vorwiegend auf die Zellkerne und lehrte deren Verhalten bei der Regeneration kennen. Die Kerne häufen sich im von Chlorophyllkörpern entblössten Plasma in der Nähe der Wunde, und sind für das Wachsthum der neuen Zellhaut offenbar wichtiger als diese. In den ausgetretenen Plasmaballen, welche am Leben bleiben, gelang es **Haberlandt** fast stets einen oder mehrere Kerne nachzuweisen, niemals aber das Fehlen eines solchen festzustellen. Trotzdem gelangten diese nicht alle zur Bildung einer neuen Zellwand. „Zuweilen treten membranlose Zellformen mit reichlichem Plasma auf. Bei fehlendem Saftraum liegen die Chlorophyllkörner zusammengeballt in der Mitte, die Kerne im peripheren farblosen Plasma. Ist ein Zellsaftraum vorhanden, so liegen die Chorophyllkörner in der innersten Schicht des Plasmakörpers, die Zellkerne weiter aussen“ [2]). Der Besitz von Zellkernen reicht somit allein nicht zur Bildung einer Zellhaut aus. Wichtig wäre es zu untersuchen, ob die betreffenden Plasmaportionen vielleicht grade jene sind, denen kein Theil der alten Hautschicht mitgegeben wurde.

---

[1]) **G. Haberlandt,** Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes, 1887 S. 83—97.

[2]) l. c. S. 92.

Von besonderem Interesse scheint es mir, die ganze schwebende Frage von einem anderen, auch schon von **Haberlandt** berührten Standpunkte aus zu betrachten. Die Regeneration ist offenbar eine Anpassung zur Wahrung gegen die Nachtheile von in der Natur häufig vorkommenden Verletzungen. Die höheren Pflanzen pflegen in solchen Fällen die getroffenen Zellen aufzugeben, die grosszelligen und namentlich die von **Sachs** als nichtcellular bezeichneten Algen und Pilze können dieses offenbar nicht thun. Allgemein findet man denn auch bei ihnen das Vermögen, Wunden zu schliessen. Dass es aber von besonderer Bedeutung sein würde, ausgetretene Plasmaballen am Leben zu erhalten, ist um so unwahrscheinlicher, als solches meist nur in merklich konzentrirteren Lösungen gelingt, als diejenigen sind, in welchen die betreffenden Pflanzen in der Natur leben. Das Schliessen der Wunde ist also primär, die Vorgänge am ausgetretenen Plasma sind sekundär. Aus den für das erstere vorhandenen adaptiven Eigenschaften müssen sich die letzteren erklären lassen. Und so lange das erstere ohne die Hypothese einer unabhängigen Neubildung von Hautschicht erklärt werden kann, muss diese Annahme für die letzteren mindestens für unwahrscheinlich gehalten werden.

Diese Betrachtung führt dazu, auch das Schliessen von Wunden in Milchsaftröhren in das Bereich dieser Studien hineinzuziehen. Die Untersuchungen von **Schmidt** über die Milchsäftgefässe und von **Schwendener** über die Milchzellen können dabei als wichtige Anhaltspunkte dienen[1]. Denn sie lehren, dass in Milchröhrentheilen, welche an die

[1]) **E. Schmidt**, Der Plasmakörper der Milchröhren, Bot. Zeitung 1882 S. 462. — **S. Schwendener**, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefässen. Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. Berlin XX, 1885 S. 323

Schnittwunde grenzen, ein Verschluss der Röhre in derselben Weise hergestellt werden kann, wie bei manchen vielkernigen Siphoneen (z. B. Bryopsis, Codium, Derbesia) und bei vielen Pollenschläuchen der verletzte Abschnitt des Zellraumes von dem unverletzten Theile getrennt wird [1]).

Drittes Kapitel.

Die Autonomie der einzelnen Organe der Protoplaste.

§ 5. Zellkern und Trophoplaste.

Eine Zusammenstellung unserer Kenntnisse über die Autonomie des Zellkernes kann an dieser Stelle als überflüssig betrachtet werden. Sie ist jetzt als eine feste Errungenschaft der Wissenschaft anzusehen, deren Bedeutung für die Theorie der Vererbung wohl nicht mehr angezweifelt wird. **Flemming** auf zoologischem, **Strasburger** und **Schmitz** auf botanischem Gebiete haben die Bahn gebrochen, und ihre Beobachtungen sind von zahlreichen anderen Forschern in der Hauptsache bestätigt und erweitert worden.

Ob die amitotischen, durch Ein- und Durchschnürung entstandenen Kerne für die Vererbungsfrage eine Bedeutung haben, oder ob sie nur in somatischen Zellen und nicht auf den Keimbahnen vorkommen, scheint noch nicht völlig entschieden zu sein. Bei Chara theilen sich nach **Johow**'s Untersuchungen die Zellkerne in den Scheitelzellen nach dem üblichen Schema der indirekten Kerntheilung; die kleineren Zellen der erwachsenen Pflanze, z. B. in den Knoten, bleiben zeitlebens einkernig, die grösseren Zellen

---

[1]) **E. Schmidt**, l. c. S. 462.

aber werden durch Einschnürung vielkernig. Auf diese Art der Kernbildung folgt dann aber nie eine Zelltheilung[1]). Nach **Zimmermann** ist die direkte Kerntheilung im Pflanzenreich „nur auf diejenigen Fälle beschränkt, in denen mit der Kerntheilung keine Zelltheilung Hand in Hand geht" [2]). In den vielkernigen Zellen der Valonia hat **Schmitz** die Kerntheilung vielfach beobachtet, und zwar stets durch Einschnürung. Wie hier und bei anderen Siphonocladiaceen die Kerne für die Schwärmsporen entstehen, ob durch direkte oder indirekte Theilung, scheint noch nicht für alle Fälle sicher gestellt zu sein.

Dem gegenüber ist zu erwähnen, dass nach **Van Beneden** und **Julin** in der Spermatogenese von Ascaris megalocephala direkte und karyokinetische Kerntheilung mit einander abwechseln [4]). Dieser Gegenstand ist somit für eine theoretische Verwerthung noch nicht reif.

Trophoplaste nennt **Arthur Meyer** die Amyloplaste mit ihren sämmtlichen Derivaten, unter denen die Chlorophyllkörper die wichtigsten sind. Bei den niedersten Gewächsen sind sie noch nicht differenzirt, und soweit diese den Phycochromaceen angehören, ist nach **Schmitz** das ganze kernlose Protoplasma der Zellen gefärbt [5]). Doch hat später **Hansgirg** bei einigen Algen aus dieser Gruppe Zellkerne und Chromatophoren nachgewiesen [6]). Von den

---

[1]) **Johow**, Bot. Zeitung 1881 S. 729.

[2]) **A. Zimmermann**, Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle S. 34.

[3]) **Schmitz**, Die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen, 1879 S. 27.

[4]) **Van Beneden et Julin**, „La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale". Bruxelles 1884.

[5]) **Schmitz**, Die Chromatophoren der Algen, S. 9.

[6]) **A. Hansgirg**, Ber. der deutsch. Bot. Gesellsch. 1885 Bd. III S. 14.

Chlorophyceen aufwärts sind sie bei den grünen Pflanzen allgemein. Bei den höheren Gewächsen pflegen sie in den jugendlichen Zellen, wo sie von **Schimper** entdeckt wurden, farblos zu sein. Solches bleiben sie gewöhnlich auch in den unterirdischen, im normalen Leben dem Licht nicht ausgesetzten Theilen.

Phylogenetisch sind also die Gewächse mit undifferenzirtem farbigen Protoplasma wohl älter als diejenigen, welche besondere Chromatophoren besitzen. Diese müssen wir uns somit als durch Differenzirung aus jenen entstanden denken. Eine weitere Stufe der Differenzirung ist dann die Ausbildung farbloser Zustände dieser Chromatophoren. Solche fehlen den niederen Algen noch, kommen erst in den höchsten Gruppen aus dieser Klasse zum Vorschein, und erreichen ihre volle Bedeutung erst bei den höheren Gewächsen. Mit anderen Worten, wir müssen die Amyloplaste, obgleich sie jetzt allgemein die jugendlichen Zustände sind, aus denen sich die Chlorophyllkörper entwickeln, dennoch als Folgen höherer Differenzirung betrachten und annehmen, dass sie phylogenetisch aus diesen entstanden sind. Diese Erörterung ist deshalb wichtig, weil sie die nicht seltenen Formänderungen der Trophoplaste auf den Keimbahnen unserem Verständniss näher führt. Im Grossen und Ganzen sind die Keimbahnzellen der höheren Pflanzen, wie manche Schriftsteller betonen, embryonaler Natur, und solche Zellen besitzen wohl stets farblose Trophoplaste. Aber diese Regel besitzt, nach unserer Definition der Keimbahnen, vielfache Ausnahmen. So bestehen, um nur Ein Beispiel zu nennen, die Prothallien der Farne im jugendlichen Zustande aus grünen, sich

[1]) **Schimper**, Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Zeitung 1883 Nr. 7.

theilenden Zellen, mit wohl ausgebildeten Chlorophyllkörnern, aus denen nachher die Amyloplaste der Eizellen entstehen werden. Auch bei der Callusbildung in abgeschnittenen Blattstielen von Begonia, Peperomyia und anderen Arten dürfte eine Rückbildung von grünen Trophoplasten in farblose, namentlich behufs der Anlage der Adventivknospen, stattfinden. Und da nun im Allgemeinen die Amyloplaste in jungen Zellen und ihre Derivate in ausgewachsenen Protoplasten vorkommen, so würden in diesen und ähnlichen Fällen Beispiele einer ausgesprochenen Verjüngung vorliegen.

Auf den Keimbahnen pflegen die Amyloplaste eine einfache rundliche Form zu besitzen, auf den somatischen Bahnen ändern sie ihre Gestalt, und damit die Struktur und Grösse der von ihnen hervorgebrachten Stärkekörner vielfach ab.

Zu den merkwürdigsten Eigenschaften der Chromatophoren in Bezug auf die Organisation der Protoplaste gehören ihre autonomen Bewegungen. Seit den Untersuchungen von **Sachs** über diesen Gegenstand weiss man, dass die Chlorophyllkörper mancher Pflanzen von den Strömen des Körnerplasmas derart verschoben werden, dass sie unter dem Einflusse des Lichtes bestimmte, für die Assimilation der Kohlensäure günstige Lagen einnehmen. Dabei sind sie aber passiv. Die schönen Untersuchungen **Stahl**'s haben aber eigene Bewegungen dieser Gebilde unter dem Einflusse desselben Reizes kennen gelehrt. Sie bestehen der Hauptsache nach in Gestaltänderungen, durch welche die betreffenden Organe sich entweder der Kugel-

---

[1]) **Sachs**, Ber. d. math.-phys. Klasse der k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1859.

[2]) **Stahl**, Bot. Zeitung 1880 S. 21.

form, oder der Gestalt einer flachen, runden Scheibe mehr oder weniger nähern. Sie erreichen dadurch, dass sie dem Sonnenlichte eine kleinere, dem diffusen Tageslichte aber eine grössere Fläche zur Aufnahme der Strahlen bieten. Uns aber geben sie dadurch einen Einblick in den hohen Grad ihrer inneren Differenzirung, wie wir ihn durch das einfachere Studium ihrer chemischen Thätigkeit bei weitem nicht hätten gewinnen können.

Auch die übrigen, gelben und orangenen Farbstoffkörper machen bisweilen, nach **Weiss**, autonome Bewegungen, welche nach den Beschreibungen dieses Autors an die Formänderungen der Amöben und der farblosen Blutkörperchen erinnern[1]). Auch diese Gebilde dürften somit höher organisirt sein, und eine wichtigere Rolle spielen, als der einfachen Aufgabe, den betreffenden Pflanzentheilen ihre Farbe zu verleihen, entsprechen würde.

Ich möchte auf diese Erscheinungen hier besonderen Nachdruck legen, weil sie für die Theorie der Vererbung bis jetzt wohl noch nicht verwerthet worden sind. Je deutlicher uns aber die Selbständigkeit der einzelnen Organe der Protoplaste vor Augen steht, und je klarer unsere Ueberzeugung wird, dass sie, zur Ausübung ihrer Funktionen, einer hohen inneren Differenzirung bedürfen, desto mehr werden wir geneigt sein, ihnen den gebührenden Platz in unserer Theorie einzuräumen, und namentlich ihre Beziehung zu den im Kerne angehäuften erblichen Anlagen um so eingehender aufzuklären suchen.

Ueberall, wo es bis jetzt gelang, die Entstehung von Trophoplasten mit voller Sicherheit nachzuweisen, geschieht

---

[1]) **A. Weiss**, Ueber spontane Bewegungen und Formänderungen von Farbstoffkörpern, in Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., Wien Bd. XC 1884.

diese durch Theilung der bereits vorhandenen. Dass die Chlorophyllkörper, sowohl bei den höheren Pflanzen als auch bei den Algen, sich durch Ein- und Durchschnürung vermehren können, war seit langer Zeit bekannt. Doch erst **Schmitz** zeigte, dass dieser Prozess für die Algen die einzige Form der Vermehrung ist [1]). Bei den Characeen entdeckte er in den Scheitelzellen die farblosen Körper, aus denen die grünen Organe dieser Pflanzen in derselben Weise hervorgehen. Diese Untersuchungen sind jetzt so allgemein bekannt, dass es überflüssig wäre, sie hier im Einzelnen zu reproduziren. Hervorgehoben sei nur, als besonders wichtig, dass auch die Schwärmsporen nur solche Chromatophoren besitzen, welche sie aus ihrer Mutterzelle mitbekommen haben, was namentlich bei Cladophora und Halosphaera konstatirt wurde [2]).

Die Untersuchungen von **Schimper** und Anderen, welche dieselbe Regel für die Phanerogamen kennen lehrten, wurden bereits in einem der vorigen Paragraphen besprochen.

Besondere Erwähnung verdienen noch die von den allgemeineren Chromatophoren abgeleiteten selteneren Formen. In ersterer Linie ist der bei vielen Schwärmsporen beobachtete Augenfleck zu nennen [3]), welcher nach der Meinung derjenigen Forscher, welche ihn genauer untersucht haben, vermuthlich ein metamorphosirtes Chromatophor ist, wie die von **Arthur Meyer** studirten Farbstoffkörper der höheren Pflanzen [4]). Nur bei Euglenen ist seine Entstehung von **Klebs** genauer studirt worden, sie geschieht

---

[1]) **Schmitz**, Die Chromatophoren der Algen 1882.

[2]) l. c. S. 135, 136.

[3]) Vergl. **Zimmermann**, Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle 1887 S. 71.

[4]) **Arthur Meyer**, Das Chlorophyllkorn 1883.

hier stets durch Theilung, indem das Organ in den Dauerzellen erhalten bleibt[1]). Ob die Pyrenoide in den Chlorophyllkörpern von Spirogyra und anderen Algen als besonders differenzirte Theile dieser Organe zu betrachten sind, ist wohl noch nicht definitiv entschieden. Wohl aber scheint es sicher, dass sie sich, wenigstens in einzelnen Fällen, durch Theilung vermehren[2]).

Ueber die Entstehung des Oeles in Pflanzenzellen ist noch wenig Sicheres bekannt. Schon **Pfeffer** hat nachgewiesen, dass das Oel nicht in den Vacuolen entsteht, sondern im Körnerplasma eingebettet liegt. Besondere Organe, welche es in sich anhäufen, sind neuerdings von **Wakker** in Vanilla planifolia beschrieben und Elaioplaste genannt worden. Obwohl es nicht gelang, ihre Entstehungsweise zu ermitteln, so liegt doch die Vermuthung am nächsten, dass es metamorphosirte Chromatophoren sind[3]). Die Oeltropfen der Algen liegen in manchen Fällen, wie z. B. bei den Diatomeen, offenbar nicht in den Chromatophoren, und dies ist nach **Schmitz** eine allgemeine Regel[4]). Bei den höheren Pflanzen scheint solches aber bisweilen der Fall zu sein[5]).

In letzter Linie sind hier die Mikrosomen zu nennen. Was sie sind, scheint in den meisten Fällen unbekannt zu sein. Kleine Oeltröpfchen und Stärkekörnchen, inaktive Vacuolen und Amyloplaste, Eiweisskörnchen, welche beim

---

[1]) **Klebs**, Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen. Unters. Tübingen, Bd. I S. 233.

[2]) **Schmitz**. Die Chromatophoren S. 42 u. 65; **Schmitz** in Pringsh. Jahrb. Bd. XV S. 142. **Strasburger**, Ueber Kern- und Zelltheilung 1888 S. 26.

[3]) **J. H. Wakker**, De Elaioplast, Maandbl. v. Natuurwetensch. 1887 Nr. 8.

[4]) **Schmitz**, l. c. S. 164.

[5]) Vergl. **Arthur Meyer**, Das Chlorophyllkorn S. 14 u. 31.

Fixiren durch die Coagulation des im Protoplasma gelösten Eiweisses entstehen, und vielleicht noch mancherlei andere Gebilde werden häufig unter diesem Namen zusammengeworfen. Mit grossem Recht hat **Strasburger** betont, „dass nicht die Mikrosomen, sondern das Hyaloplasma als die aktive Substanz“ aufzufassen seien [1]). Ueberhaupt sollte man nie vergessen, dass das Wort Mikrosomen nur ein Fragezeichen bedeutet, und dass von einer Einsicht in die Bedeutung dieser Gebilde erst dann die Rede sein kann, wenn die dadurch gestellte Frage nach ihrer Natur in den betreffenden Fällen beantwortet sein wird.

§ 6. Die Vacuolen.

Die Vacuolen wurden früher als leere Räume im Innern des Protoplasma betrachtet. Daher rührt ihr Name. und dadurch erklärt sich das geringe Interesse, welches ihnen beim Studium der Zellenanatomie bis vor kurzem entgegengebracht wurde. Erst durch die Entdeckung von **Sachs**, dass die Steifheit wachsender Zellen nicht, wie man bis dahin meinte, durch eine Imbibition von Wasser in ihren Wänden zu Stande kommt, sondern durch osmotische Spannung zwischen der Wand und dem Zellsaft, wurde die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung der Vacuolen gelenkt [2]).

Noch mehr war letzteres der Fall durch den von demselben Forscher gelieferten Nachweis, dass die Dehnung. welche wachsende Zellhäute durch den Zellsaft erleiden. eine der wesentlichsten mechanischen Ursachen des Flächen-

---

1) **Strasburger**, Neue Untersuchungen 1884 S. 107.

2) **Sachs**, Lehrbuch der Botanik 3. Aufl. 1872; 4. Aufl. 1874 S. 757.

wachsthums dieser Häute ist. Denn mit diesem Nachweise hat **Sachs** die auch jetzt noch gültige Grundlage für die ganze mechanische Theorie des Längenwachsthums gelegt.

Auf dieser Grundlage fussend haben zahlreiche Forscher unsere Kenntniss der mechanischen Ursachen des Wachsthums in verschiedenen Richtungen erweitert. Einige haben vorwiegend den Grad der Dehnbarkeit der Zellhäute und die Grösse der vom Zellsaft gelieferten Kräfte gemessen und analysirt. Andere haben die Ursachen studirt, welche die an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Richtungen obwaltenden Ungleichheiten in der Dehnbarkeit der Wand einer und derselben Zelle beherrschen, und diese mit grosser Wahrscheinlichkeit zurückgeführt auf lokale Differenzirungen im Protoplasten selbst, welcher diese Dehnbarkeit durch Ausscheidung gewisser Enzyme würde regeln können. Wieder Andere haben die Intussusceptionslehre, welche zur Zeit der namhaft gemachten Entdeckungen die herrschende war, angegriffen und als unrichtig nachgewiesen, und versucht, an deren Stelle die alte Appositionstheorie in neuer Form wieder zu beleben.

Wenn auch von manchen Seiten Missverständnissen ausgesetzt[1]), hat die **Sachs**'sche Theorie sich in der Pflanzenphysiologie eine hervorragende Stellung erworben und ist in den beiden seit ihrer Aufstellung verflossenen Dezennien in immer grösserem Umfange zum Ausgangspunkte neuer Untersuchungen geworden. Sie ist ohne

[1]) In meinen Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung (1877 S. 3) habe ich ausdrücklich betont, dass es auch vom Turgor unabhängige Wachsthumserscheinungen gebe, und dass der Turgor somit nicht die einzige oder auch nur die erste Ursache des Wachsthums sei. Zu dieser Ansicht gelangten später auch **Krabbe** und **Klebs**. Vergl. Arbeiten Tübingen, Bd. II 1888 S. 530.



Zweifel einer der fruchtbarsten Gedanken für die Ausbildung unserer Wissenschaft gewesen.

Das weitere durch diese Theorie angeregte Studium des Zellsaftes und der Vacuolen hat in morphologischer, uns hier ausschliesslich interessirender Hinsicht zum Nachweise der Vacuolenwand als eines wesentlichen, nie fehlenden Theiles pflanzlicher Protoplaste geführt [1]). Die Methode, welche diese Wand überall nachweisen liess, war die Behandlung der lebenden Zellen mit einer zehnprozentigen Salpeterlösung, welche mittelst Eosin roth gefärbt ist. Entweder sofort, oder nach kürzerer oder längerer Zeit stirbt in diesem Reagens das äussere Protoplasma, während die Wand der Vacuolen zunächst am Leben bleibt. Sie ist dann als eine gespannte, von den todten Theilen mehr oder weniger vollständig getrennte Blase sichtbar, welche dem Eosin den Eintritt völlig verwehrt. In farblosen Zellen führt die Blase somit einen wasserhellen Inhalt, während sich das übrige Protoplasma mit dem Eosin roth oder braun färbt. Häufig hat sich dabei die ursprüngliche Vacuole in mehrere kleinere getheilt; nicht selten kann man diesen Prozess unter dem Mikroskope auch direkt verfolgen.

Die Wand der Vacuolen ist als ein besonderes, die Ausscheidung und Anhäufung der im Zellsaft vorhandenen gelösten Stoffe regelndes Organ der Protoplaste zu betrachten und hat, dieser Funktion entsprechend, den Namen Tonoplasten erhalten. Häufig werden aber jetzt die Safträume mit ihrer Wand zusammen als Vacuolen bezeichnet.

In den lebenden Zellen sind die Tonoplaste in der

---

[1]) Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. **Pringsh.** Jahrb. Bd. XVI 1885 S. 465 Taf. XXI—XXIV.

Regel nicht sichtbar, da sie völlig durchscheinende Blasen von äusserster Dünnheit darstellen. Klar und deutlich treten sie uns aber in den Tentakelzellen mancher Insektenfressenden Pflanzen, und namentlich der Drosera rotundifolia und D. intermedia vor Augen. Der hier, während der Verdauung der Beute vor sich gehende, von **Darwin** entdeckte Aggregationsprozess gehört zu den merkwürdigsten Erscheinungen, welche uns das Leben einer Zelle bewundern lässt[1]). In den ruhenden Tentakelzellen liegt meist eine grosse Vacuole, mit rothem Zellsaft. Unter der Einwirkung des Reizes theilt sich diese in mehrere, bald in sehr zahlreiche kleinere. Diese ziehen sich, unter Ausstossung eines Theiles ihres Inhaltes, zusammen, und werden nun von den Strömchen des Körnerplasma mit grosser Schnelligkeit in den verschiedensten Richtungen durch die Zellen herumgeführt. Dabei liegen sie als rothe Blasen in ungefärbter Umgebung, und sind somit leicht und scharf zu sehen. Während dieser Bewegungen erleiden sie auffallende Formänderungen; bisweilen werden sie zu langen Röhren ausgezogen und darauf in zahlreiche kleine Kügelchen gespalten, bisweilen vereinigen sie sich zu zwei oder mehreren, um grössere Blasen zu bilden. Gegen das Ende der Erscheinung bekommt dieser letztere Prozess den Vorrang, und schliesslich haben sich alle Saftblasen wiederum zu einer einzigen, vom anfänglichen Volum, vereinigt[2]).

Die skizzirten Erscheinungen bei der Aggregation und die Theilung der Vacuolen, wie sie bei der Plasmolyse so häufig beobachtet wird, stellten die Fähigkeit dieser Or-

---

[1]) **Darwin**, Insectivorous plants 1875 Chapt. III.

[2]) Ueber die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia. Bot. Zeitung 1886 S. 1.

gane, sich durch diesen Prozess zu vermehren, ausser Zweifel. Aus der Analogie dieser Gebilde mit den Chromatophoren leitete ich dann die Vermuthung ab, dass „sie ebenso wenig wie die Amyloplaste auf anderem Wege als durch Theilung hervorgebracht werden können“ [1]).

Diese Vermuthung ist seitdem von **Went** völlig bestätigt worden [2]). Er zeigte zunächst, dass, der herrschenden Meinung entgegen, auch in den jüngsten Zellen des Meristems Vacuolen vorhanden sind. Diese vermehren sich hier fortwährend durch Theilung, und die Beobachtung lehrt, dass bei den Zelltheilungen die Hälfte der vorhandenen Vacuolen auf die eine und die andere Hälfte auf die andere Tochterzelle übergeht. Bisweilen gelang es für dieselbe Vacuole die Durchschnürung und nachher den Uebergang der beiden so entstandenen Saftblasen auf die Tochterzellen zu verfolgen. Aus den Vacuolen des Meristems lassen sich also die sämmtlichen Vacuolen der ganzen Pflanze ableiten. Theilungen dieser Gebilde findet man überall; Neubildungen nirgendwo. Ebenso entstehen bei den mit einer Scheitelzelle wachsenden Kryptogamen die sämtlichen Vacuolen aus den ursprünglichen in diesen Zellen vorhandenen Blasen.

Diesen Untersuchungen zufolge verhalten sich die Vacuolen also genau wie die Chromatophoren, sie sind ebenso selbständige Bildungen in den Zellen wie diese. Und durch den Nachweis dieser Selbständigkeit ist die panmeristische Auffassung der Zelltheilung, der früheren neogenetischen gegenüber, definitiv als richtig erwiesen.

Nach späteren Mittheilungen desselben Autors gelang es ihm auch die Entstehung der Vacuolen in manchen

---

[1]) **Pringsheim's** Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI S. 505.
[2]) **Went**, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIX S. 295.

speziellen Fällen, welche früher noch nicht studirt worden waren, zu beobachten. Hervorzuheben ist hier die Bildung dieser Organe bei den Schwärmsporen, welche nach brieflichen Mittheilungen **Went**'s durch Theilung der in der Mutterzelle vorhandenen Saftblase derart zu Stande kommt, dass jeder Schwärmer einen von dieser Blase abgeschnürten Theil in seinen Körper aufnimmt.

In der Literatur ist häufig eine Entstehung von Safträumen in Kernen, Chromatophoren, oder auch im Körnerplasma ausserhalb der vorhandenen Vacuolen beschrieben worden. Die Prüfung dieser Fälle ergab aber, dass es sich hier nicht um normale Vacuolen handelt, sondern um pathologische Bildungen, welche beim Altern oder beim Absterben der Zelle auftreten. Häufig entstehen sie auch durch den Einfluss des Wassers, in welchem die Präparate zur Beobachtung gelangen [1]).

Aus dem Satze, dass die Vacuolen nur durch Theilung entstehen, lässt sich ableiten, dass die Saftblasen keimender Samen von den in den reifenden Samenknospen vorhandenen abstammen, und dass im reifen Zustande also die Vacuolen zwar ausgetrocknet sein müssen, aber nicht völlig fehlen können. Diesen Gedanken verfolgend gelangte **Wakker** zu der merkwürdigen Entdeckung, dass die Aleuronkörner die trockenen Zustände der Vacuolen im Samen sind [2]). Während des Reifens nimmt der Gehalt des Zellsaftes an gelösten Eiweissstoffen allmählig zu, bis die Flüssigkeit dicht schleimig wird. Beim Austrocknen kristallisiren einige Eiweisssubstanzen und bilden die be-

[1]) **F. Went**, De jongste toestanden der vacuolen S. 45—65.

[2]) **J. H. Wakker**, Aleuronkorrels zyn vacuolen. Maandbl. v. Natuurw. 1887 Nr. 5; Bot. Centralbl. Bd. XXXIII Nr. 12 und Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIX S. 423. Seitdem wurde dieses Ergebniss bestätigt durch **Werminski**, Ber. d. Bot. Gesellsch. Bd. VI 1888 S. 199.

kannten Kristalloide, während das übrige Eiweiss um diese herum zu einer amorphen Masse erstarrt. Beim Einweichen des Samens lösen sich diese Massen allmählig, um später als Nährstoffe Verwendung zu finden. Durch Anwendung einer Lösung von einem Theil Salpetersäure in vier Theilen Wasser kann man in dem noch flüssigen Zellsaft die Erstarrung willkürlich hervorrufen, und so die Entstehung von Aleuronkörnern unter seinen Augen künstlich herbeiführen.

Wichtig ist, dass in einigen Samen mehr, in anderen weniger, die Vacuolen sich beim Reifen in mehrere kleinere. oft in sehr zahlreiche äusserst kleine Blasen theilen, welche dann im Anfange des Keimungsprozesses allmählig wieder zu Einer grossen Vacuole zusammenschmelzen.

Die Vorgänge in den Samen schliessen sich somit in schönster Weise an die Vorstellung von der alleinigen Entstehung der Vacuolen durch Theilung an [1]).

Wie die Chromatophoren sich zu den verschiedensten Organen differenziren können, so auch, obgleich in bescheidenerem Umfange, die Vacuolen. **Went** beobachtete, wie in verschiedenen Zellen Vacuolen liegen, welche zeitlebens getrennt bleiben, und sich durch verschiedenen Inhalt unterscheiden [2]). Häufig sind die einen gefärbt, die anderen farblos oder die einen enthalten Gerbstoff, welcher

---

[1]) In den **Müller**'schen Körperchen der Ameisenpflanze Cecropia adenopus bildet **Schimper** im Zelleninhalte Gebilde ab, welche auf den ersten Blick aussehen wie Vacuolen, und welche er, wegen ihres dickflüssigen Inhaltes, mit den Aleuronkörnern vergleicht. Ihre Entstehung aus Vacuolen ist wohl nicht zweifelhaft. **A. F. W. Schimper**, Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen 1888. Vergl. namentlich Taf. II Fig. 11. Vergl. auch **Wakker** in **Pringsh.** Jahrb. Bd. XIX S. 467.

[2]) **Went**, l. c. S. 65—91.

den übrigen fehlt. Meist lässt sich dann Eine Saftblase als Hauptvacuole von den übrigen unterscheiden. Diese letzteren werden dann von unserem Autor adventive Vacuolen genannt.

Die kontraktilen oder pulsirenden Vacuolen bilden ein besonderes System. In den Schwärmsporen der Algen entstehen sie wohl aus den übrigen Vacuolen [1]) durch weitere Differenzirung, bei den Euglenen vermehren sie sich aber nach **Klebs'** Untersuchungen durch Theilung [2]). Sie besitzen hier eine eigene Wand, welche mit den Wänden gewöhnlicher Vacuolen in ihrer grossen Resistenzfähigkeit übereinstimmt. **Klebs** beobachtete, wie das Pulsiren noch längere Zeit vor sich gehen kann, nachdem man den übrigen Protoplasten durch irgend welchen mechanischen Eingriff getödtet hat. Die Ansicht, dass bei der Systole der Inhalt dieser Vacuolen in die Umgebung hinausgestossen wird, während bei der Anastole Flüssigkeit aus dem Protoplasten entnommen wird, ist jetzt für Rhizopoden und Flagellaten wohl allgemein angenommen. Durch eigene Beobachtung überzeugte ich mich von ihrer Richtigkeit bei Actinophrys Sol. Dieselbe Meinung dürfte auch auf die pulsirenden Vacuolen im Pflanzenreich Anwendung finden [3]).

§ 7. Die Beziehung zwischen Hautschicht und Körnerplasma.

Während über die bis jetzt besprochenen Organe der Protoplaste die Untersuchungen der beiden letzten Jahr-

---

[1]) Oder sollten vielleicht, phylogenetisch, die Turgorvacuolen aus den pulsirenden entstanden sein?

[2]) **G. Klebs**, Arbeiten Tübingen, Bd. I S. 250 ff.

[3]) **Pfeffer**, Pflanzenphysiologie S. 399—401.

zehnte ein helles Licht verbreitet haben, liegt die Beziehung zwischen Hautschicht und Körnerplasma noch völlig im Dunklen. In unserer Kenntniss von der Entstehungsweise der Kerne, Trophoplaste und Vacuolen findet, wie ich in diesem Abschnitt zu schildern suchte, die Theorie der Vererbung ihre unerlässliche Grundlage; über die gegenseitige Beziehung der beiden anderen genannten Theile der Protoplaste sind noch keine Thatsachen aufgefunden worden, welche für die Theorie verwerthet werden könnten.

Es ist nun allerdings, wie bereits erwähnt, für die Hypothese der intracellularen Pangenesis nicht von prinzipieller Bedeutung, welcher Art jene Beziehung ist. Doch bleibt es eine wichtige Frage, ob Körnerplasma und Hautschicht einander gegenüber ebenso unabhängig sind wie Körnerplasma und Vacuolenwand, oder ob sie zu einander in ähnlichem genetischen Verhältniss stehen, wie Amyloplaste und Chlorophyllkörner. So lange diese Frage nicht entschieden ist, ist die Anwendung meiner Hypothese auf die Hautschicht, und damit auf das Flächenwachsthum der Zellhaut und die ganzen Gestaltungsvorgänge der Zellen, in hohem Grade erschwert. Aus diesem Grunde sei es mir gestattet, die einschlägigen Erscheinungen einer kritischen Revision zu unterwerfen, um dadurch zu einem genaueren Studium davon anzuregen. Es wird sich dabei, wie mir scheint, zeigen, dass die herrschende Meinung von der jedesmaligen Entstehung der Hautschicht aus dem Körnerplasma durch sicher und eingehend beobachtete Thatsachen augenblicklich nicht gestützt, sondern nur aus langer Gewohnheit angenommen wird. Letzteres scheint mir aber, den neueren Erfahrungen über die Entstehung der Vacuolenwand gegenüber, keineswegs gestattet zu sein. Denn so lange man keine besondere Wand der Vacuolen

annahm, lag es auf der Hand, auch die Hautschicht nicht als besonderes Organ zu betrachten. Seitdem die Selbständigkeit der ersteren nachgewiesen wurde, ist solche offenbar auch für die letztere die wahrscheinlichere Annahme [1]).

Gegen die herrschende Meinung sprechen, ausser der im nächsten Paragraphen nachzuweisenden Unvollständigkeit der Beobachtungen, einerseits der ganze Entwickelungsgang unserer Kenntnisse auf dem Gebiete der Zellenanatomie, andererseits die bereits mehrfach beschriebenen Differenzirungen der Hautschicht und des Körnerplasma. Letzteres bildet keineswegs, der alten Vorstellung entsprechend, eine durch ihre Bewegungen sich stetig mischende, und also nicht im gewöhnlichen Sinne organisirte Grundmasse des Protoplasma. Am deutlichsten sieht man dies bei den Characeen. Hier besteht es zunächst aus einem strömenden und einem ruhenden, die Chlorophyllkörner enthaltenden Theil. Wenn bisweilen die grünen Körner aus ihrer Lage losgerissen und vom Strome fortgeführt werden, sieht man, dass sie nicht einzeln der Hautschicht anlagen. Denn sie werden nicht einzeln, sondern in Bändern und Gruppen mitgeschleppt, während innerhalb dieser die Körner ihre gegenseitige Lage und Entfernung behalten. Aber auch der strömende Theil bildet nicht ein Ganzes, die Stromesgeschwindigkeit ist keineswegs überall auf dem Querschnitt dieselbe. Sie ist in der Nähe der Chlorophyllkörner grösser als an der Vacuolenwand, und nimmt ferner

---

[1]) Ganz besonders erwünscht wäre eine Methode, um, in ähnlicher Weise wie durch starke plasmolytische Reagentien die Vacuolenwand, auch die Hautschicht überall künstlich vom Körnerplasma trennen zu können. Auch zur Beurtheilung der auf S. 159 Note 2 zu erwähnenden Hypothese über das Dickenwachsthum der Zellhäute würde eine solche Methode grosse Dienste leisten können.



von den beiden Indifferenzstreifen nach der Mitte der durch diese getrennten grünen Felder zu. Bei sinkender Lebensenergie kommen zuerst die trägeren Ströme zur Ruhe, während die rascheren noch sich fortbewegen, und mit weiter abnehmender Geschwindigkeit nimmt auch die Breite des Stromes ab.

Ganz allgemein scheint das Körnerplasma im Pflanzenreich aus strömenden und ruhenden Theilen zu bestehen, deren Grenze durch mehr oder weniger günstige Lebensbedingungen verschoben werden kann, oder auch im Laufe der Entwickelung, den sich ändernden Bedürfnissen entsprechend, sich selbstthätig verschiebt.

Letzteres lehren die schönen Untersuchungen von **Dippel, Crüger** und **Strasburger** über die Beziehungen zwischen den Plasmaströmen und der inneren Skulptur der Zellwand [1]). Denn allgemein laufen denjenigen Stellen entlang, wo in's Innere hervorspringende Leisten in der Entstehung begriffen sind, kräftige Strömchen, welche offenbar die erforderlichen Nährstoffe herbeischaffen und vertheilen. Diese Differenzirung im Körnerplasma wird aber allem Anscheine nach von einer entsprechenden Differenzirung in der Hautschicht beherrscht. Denn nach **Dippel** bestehen die Bänder, welche die Celluloseleisten bilden, aus einem äusseren hyalinen Bande, welches dicker ist wie die sonstige Hautschicht, sich aber ebenso wenig wie diese mit Jod gelb färbt, und einer inneren strömenden Schicht des Körner führenden Plasmas, welche letztere durch Behandlung mit Jod einen hochgelben Ton

---

[1]) **L. Dippel**, Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle Bd. X 1864 S. 55. **Crüger**, Bot. Zeitung 1855 S. 623. **Strasburger** in Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1876 Bd. X Heft IV S. 417.

annimmt[1]). Offenbar ist das hyaline Band ein differenzirter Theil der Hautschicht, welcher, auf seiner Innenseite vom Strome bedeckt und ernährt, auf seiner Aussenseite den Zellhautleisten bildet[2]).

In nackten Protoplasten sprechen auch die Cilien für eine innere Organisation der Hautschicht. Für die Schwärmer von Vaucheria wurde diese von **Strasburger** beschrieben[3]). Hier sitzt jede Cilie einem dichteren Theile dieser Schicht auf; es sieht aus, als ob sie ihr mit einer dicken Wurzel eingepflanzt wäre.

§ 8. Die fragliche Autonomie der Hautschicht.

Während bei der Zelltheilung nach dem von **Mohl** beschriebenen Typus die Vermehrung der Hautschicht durch Theilung und Wachsthum allgemein anerkannt wird, nimmt man gewöhnlich für die Zellbildung der höheren Pflanzen die Einschaltung einer neuen Platte und deren Verbindung mit der alten Hautschicht an. Ausserdem giebt es einige Fälle von Zellbildung, welche ganz direkt für eine Neubildung der Hautschicht aus dem Körnerplasma zu sprechen scheinen.

Alle diese Fälle scheinen mir erneuter Untersuchung dringend zu bedürfen. Nur mit der Absicht, dazu anzuregen, sollen sie hier kurz besprochen werden.

In Bezug auf die gewöhnliche Art der Zelltheilung

---

[1]) l. c. S. 57, 58.

[2]) **Strasburger**'s Hypothese des Zellhautwachsthums durch schichtweise Umänderung der äussersten Lagen der Hautschicht in Zellhaut lässt sich ohne Schwierigkeit mit der Annahme der Autonomie dieses Organes gegenüber dem Körnerplasma verbinden, und bedarf daher an dieser Stelle keiner eingehenderen Besprechung.

[3]) **Strasburger**, Studien über das Protoplasma 1876 S. 400.

hat sich die Sachlage im vergangenen Jahre wesentlich geändert durch eine Entdeckung von **Went**[1]), welche von **Strasburger** bestätigt wurde[2]). Diese Entdeckung gilt der Natur der sogenannten Zellplatte, welche sich, nachdem die Kerntheilung abgeschlossen ist, in der Mitte der jetzt tonnenförmigen Figur bilden sollte. Wie der Name es ausdrückt, betrachtete man die Zellplatte als eine die Figur quer durchsetzende Schicht, welche sich nachher in zwei Schichten theilt und zwischen diesen die neue Celluloselamelle ausscheidet. Diese beiden Schichthälften waren die Ergänzungsstücke der Hautschicht; sie wuchsen, während die Tonne sich abplattete und sich seitlich ausdehnte, nach allen Seiten hinaus, bis sie die alte Hautschicht der Mutterzelle erreichten und mit dieser verschmolzen.

Es gelang nun **Went**, die ganze Zelltheilungsfigur im fixirten und tingirten Zustande aus den Zellen herauszulösen und frei in der Flüssigkeit des Präparates herumschwimmen zu lassen. Dadurch war es möglich, die bis dahin nur von der Seite studirte und abgebildete Zellplatte sich drehen zu lassen und in polarer Ansicht zu studiren. So lange die Zellplatte kleiner ist als die Tochterkerne, lehrt diese Ansicht selbstverständlich nichts, da es nicht möglich war, die Kerne zu entfernen. Sobald die Zellplatte aber seitlich zwischen den Kernen herrvorragte, zeigte sich, dass sie keineswegs eine kontinuirliche Platte, sondern nur ein ziemlich dünner Ring ist. Dieser Ring liegt in dem Verbindungsschlauche, der das Innere der Figur von der Umgebung trennt, und wohl dieselbe Bedeutung hat wie

---

[1]) **F. A. F. C. Went**, Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung. Ber. d. d. bot. Gesellsch. 1887 V S. 247, Taf. XI.

[2]) **Strasburger**, Ueber Kern- und Zelltheilung 1888.

bei Spirogyra[1]). Dieser „Zellring“, wie wir die Zellplatte jetzt nennen müssen, ist es nun, der sich vergrössert, bis er erst an einer, dann allmählig auf allen Seiten mit dem wandständigen Protoplasma der Mutterzelle in Verbindung tritt.

Dass die Ebene des Zellringes der Ort ist, wo sich die Scheidewand ausbildet, steht fest und stimmt mit der früheren Vorstellung von der Zellplatte im Wesentlichen überein. Aber ob im Zellringe die Ausscheidung von Cellulose bereits anfängt, bevor er sich wenigstens an einer Seite der Wand der Mutterzelle angeschlossen hat, konnte bis jetzt nicht festgestellt werden. Sobald sie sich durch Reagentien nachweisen lässt, schliesst die neue Haut wenigstens auf einer Seite der Mutterzellwand an[2]). Ebenso wenig ist es entschieden, wenn auch nicht unwahrscheinlich, ob in der Ebene des Ringes eine Membran ausgespannt ist, welche die dort befindliche Vacuole quer durchsetzt und in zwei getrennte Saftblasen spaltet.

Es ist klar, dass durch die Entdeckung des Zellringes die alte, der Autonomie der Hautschicht widersprechende Auffassung von der Zelltheilung hinfällig geworden ist. Zu ihrer definitiven Widerlegung bedarf es aber weiter fortgesetzter Untersuchungen, welche namentlich auch die Vacuolenwände in der Theilungsfigur zu berücksichtigen haben werden.

Ich befinde mich hier in Uebereinstimmung mit **Zacharias**, welcher nach Beobachtungen an Chara vermuthet, dass die Zellplattenelemente aus dem die Kern-

---

[1]) Vergl. S. 132—134.

[2]) **Strasburger**, Bot. Praktikum, 1884 S. 597 und Ueber Kern- und Zelltheilung 1888. S. 171 ff.

figur umgebenden Zellplasma stammen[1]). Auch möchte ich hier an einen Ausspruch **Flemming**'s erinnern, nach welchem die Zelltheilung bei Pflanzen und Thieren allgemein mit einer Einschnürung des Protoplasten anfängt. Diese Einschnürung sei nur deshalb in manchen Präparaten nicht beobachtet, weil sie oft einseitig ist, und also einen bestimmten Stand der Zelle unter dem Mikroskope verlangt, um gesehen werden zu können[2]).

Die Ansicht **Platner**'s, dass die Spindelfasern Strömchen des Körnerplasma sind, möchte ich hier noch zur Nachuntersuchung empfehlen. Dazu kann aber nur die direkte Beobachtung am lebenden Objekte dienen. Offenbar sind die Plasmaströme beim Studium der Zelltheilung bis jetzt in unverdienter Weise vernachlässigt worden.

Es erübrigt uns jetzt noch einen Blick zu werfen auf die Beispiele der sogenannten freien Zellbildung, welche wohl die auffälligsten Ausnahmen von der Regel der autonomen Entstehung der Hautschicht darstellen. Als freie Zellbildung bezeichnete man die Fälle, in denen nicht der gesammte Protoplast der Mutterzelle bei der Bildung der Tochterzellen Verwendung findet[3]). Die neuen Zellen dachte man sich im Innern der Mutterzelle, also ohne jeden Kontakt mit der Hautschicht entstanden, und es lag also auf der Hand, dass ihre Hautschicht aus dem Körnerplasma hervorgegangen sein musste.

---

[1]) Bot. Zeitung 1888 S. 456.

[2]) **Flemming**, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung 1882 S. 243.

[3]) In der neuesten Zusammenfassung der diesbezüglichen Literatur schlägt **Zimmermann** vor, den Namen freie Zellbildung nicht für diese Erscheinungen, sondern für die Bildung freier, d. h. mit der Mutterzelle nicht im Gewebeverbande stehender Zellen zu benutzen. Sollte sich herausstellen, dass eine freie Zellbildung im alten Sinne im Pflanzenreich nicht vorkommt, so wäre dieser Vorschlag gewiss an-

Als erstes Beispiel galten früher die Vorgänge im Embryosack [1]). Namentlich die Eizellen der Angiospermen wurden oft als kugelrunde, frei im Protoplasma des Embryosackes liegende Zellen betrachtet. Ein genaues Studium der neuesten Literatur lehrt aber, dass die genannten Gebilde stets der Membran der Mutterzelle anliegen [2]), und also offenbar durch gewöhnliche Theilung aus dem Embryosacke hervorgehen. Von der Richtigkeit dieser Folgerung überzeugt man sich sowohl für die Eizellen wie für Synergiden und Antipoden am leichtesten, wenn das Protoplasma des Embryosackes durch kontrahirende Reagentien allseitig von seiner Zellhaut losgelöst worden ist. Ich führe als Beispiel die Abbildungen des Embryosackes von Daphne an, welche **Prohaska** gegeben hat [3]). Hier sieht man deutlich, wie dieser Protoplast bei seiner Zusammenziehung sich von den Eizellen, Synergiden und Antipoden zurückgezogen hat, diese liegen mit breiter Fläche der Membran der Mutterzelle, des ursprünglichen Embryosackes, an. Dass sie durch den gewöhnlichen Vorgang der Zelltheilung [4]) aus diesem entstanden sind, kann wohl keinem Zweifel unterliegen; sie sind somit nicht, wie früher, als Töchter, sondern als Schwestern des jetzt noch vorhandenen Theiles des Embryosackes zu betrachten. Auch liegen sie in dem erwähnten Beispiel neben diesem, und nicht in seinem Innern. Dass die Eizellen und Synergiden sich vor der Befruchtung nicht, wie die Antipoden, durch eine Zellhaut

zunehmen. Vergl. Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle 1887 S. 160.

[1]) Vergl. z. B. **Sachs**, Lehrbuch 4. Aufl. S. 559.

[2]) **van Tieghem**, Traité de Botanique 1884 S. 857, 868 u. s. w. und **Zimmermann**, l. c. S. 161.

[3]) **Prohaska**, Bot. Zeitung 1883 S. 865 Taf. VIII Fig. 2—4.

[4]) Speziell durch sogenannte Vielzelltheilung.

vom Embryosack trennen, beeinträchtigt diese Auffassung offenbar nicht.

Ich finde in der mir zugänglichen Literatur nicht, dass Jemand die alte Auffassung bestimmt angegriffen und als unrichtig bezeichnet hat. Sie scheint von den besten Forschern nur unmerklich verlassen worden zu sein. Jedoch dürfte die oben gegebene Darstellung des Vorganges jetzt von ihnen wohl als die einzig richtige angesehen werden. In den Zeichnungen der letzten Jahre, und namentlich in den Arbeiten **Strasburger**'s, findet sie vielfache Stützen[1]).

Auch bei der Bildung des Endospermes scheint neue Hautschicht nur in Berührung mit derjenigen der Mutterzelle zu entstehen. In schmalen Embryosäcken, wo jeder Kerntheilung eine Zelltheilung folgt, liegen die Verhältnisse offenbar nicht wesentlich anders als bei der vegetativen Zellbildung. Und für die weiteren, nach der Befruchtung noch wachsenden Embryosäcke gelingt es mir nicht in der vorliegenden Literatur irgend einen Beweis gegen die Richtigkeit dieser Annahme zu finden[2]).

Bei manchen Algen (Acetabularia, Hydrodictyon, Ulothrix u. A.) entstehen die Schwärmsporen nur aus einem Theile des Protoplasma der Mutterzelle. Dieser Theil ist dann stets die wandständige Schicht, und jede Schwärmspore erhält, soweit die vorliegende Literatur dies zu beurtheilen gestattet, nicht nur einen Kern, Chromatophoren und Vacuolen[3]), sondern auch einen Theil der Hautschicht der Mutterzelle. Aehnliches scheint auch unter den Pilzen,

---

[1]) Vergl. z. B. **Strasburger**, Befruchtung und Zelltheilung 1878 Taf. III Fig. 110—119, Taf. IV Fig. 120—122 u. s. w. und **Guignard**, Ann. d. Sc. nat. 6. Serie Taf. XIII S. 176, Taf. VII Fig. 160—165.

[2]) Vergl. namentlich **Hegelmaier**, Zur Entwickelungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper. Bot. Zeitung 1886 S. 529.

[3]) Nach der S. 153 erwähnten Mittheilung **Went**'s.

z. B. bei Protomyces macrosporus vorzukommen[1]). Für Hydrodictyon giebt **Pringsheim** an, dass das farblose, Cilien tragende Vorderende der Schwärmer der mütterlichen Hautschicht entspricht[2]).

Auch bei den Saprolegnieen werden die Oosporen derart gebildet, dass jede einen Theil der mütterlichen Hautschicht in sich aufnimmt[3]).

Eine grössere Schwierigkeit bilden die Ascosporen. Aber ihre Entstehung ist in den letzten Jahren nicht eingehend studirt worden. Namentlich seitdem man weiss, dass ihrer Bildung stets Theilungen des Mutterkernes vorangehen, hat man sich die Frage, wie sie in den Besitz ihrer übrigen Organe gelangen, noch nicht vorgelegt. Dass jede Spore eine oder mehrere Vacuolen durch Theilung der mütterlichen Saftblasen erhalten muss, ist klar, aber wie dieses geschieht, hat noch Niemand untersucht. Auch die Frage, woher sie ihre Hautschicht bekommen, muss also neuen Untersuchungen auf's dringlichste empfohlen werden.

Ebenso harrt die Entstehung der Eizelle im Oogonium der Peronosporeen des Studiums nach den jetzigen Methoden. Ueber die Entstehung der Hautschicht lässt sich auch in diesem Falle vorläufig noch nichts Sicheres aussagen.

Ueber die Hautschicht der Spermatozoiden vergleiche man den folgenden Abschnitt (S. 172—174).

Als Schlussergebniss dieses Ueberblickes dürfen wir also sagen, dass in allen Fällen, in denen die Entstehung neuer Hautschicht ausser Berührung mit der alten angenommen wird, diese Annahme wesentlich auf älteren und

---

[1]) Vergl. **de Bary**, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien 1884 S. 86.

[2]) Monatsber. der k. Akademie, Berlin 1871, S. 246.

[3]) **de Bary**, Abh. d. Senckenb. naturf. Gesellsch. 1881 Bd. XII S. 261.

nach unvollkommenen Methoden angestellten Beobachtungen beruht. Ausnahmen von der Regel sind also keineswegs mit Sicherheit bekannt, wenn sie auch nach unserer Hypothese von der intracellularen Pangenesis, nicht a priori als unmöglich angesehen werden dürfen.

Abschnitt III.
Die Funktionen der Zellkerne.

Erstes Kapitel.
Historische Einleitung.

§ 1.

Der erste Schriftsteller, welcher den Kern als das Organ der Vererbung bezeichnet hat, ist **Ernst Haeckel.** Im zweiten Bande seiner Generellen Morphologie der Organismen[1]) begründet er diese Auffassung, indem er sich namentlich auf das Verhalten des Kernes bei der Zelltheilung stützt. Für ihn hat „der innere Kern die Vererbung der erblichen Charaktere, das äussere Plasma dagegen die Anpassung, die Akkomodation oder Adaption an die Verhältnisse der Aussenwelt zu besorgen". Und wie der Kern seine Hauptrolle bei der Fortpflanzung spielt, so sei die Ernährung die Hauptaufgabe des Plasmas. In den niedrigsten, kernlosen Organismen seien beide Funktionen noch nicht getrennt.

Durch fast zehn Jahre ist dieser prophetische Ausspruch ohne merkliche Wirkung auf die Fortschritte der Zellenanatomie und der Befruchtungslehre geblieben. Erst die Entdeckung **Oscar Hertwig**'s, dass bei der Befruchtung die Spermatozoiden mit dem Kerne der Eizellen kopuliren,

[1]) 1866 S. 287—289.

hat **Haeckel's** Gedanken zum Ausgangspunkte für eine neue Forschungsrichtung erhoben [1]). **Hertwig** beobachtete diese Thatsache zuerst bei den Eiern der Echiniden, und stellte fest, dass die Befruchtung nicht etwa auf einem einfachen Aneinanderliegen, sondern auf einer gegenseitigen Durchdringung der beiden Kerne beruhe.

R. Hertwig, Fol, Selenka, Flemming und Andere haben diese Meinung durch weitere Beobachtungen gestützt, und demzufolge ist sie in der zoologischen Wissenschaft jetzt wohl zur allgemeinen Anerkennung gelangt.

Auf botanischem Gebiete hat sich **Strasburger** das grosse Verdienst erworben, den Satz, dass die Befruchtung wesentlich auf der Vereinigung der Zellkerne beruht, durch langjährige Untersuchungen festgestellt und definitiv bewiesen zu haben. Seine ersten Studien über die Befruchtung der Coniferen, und die späteren über denselben Vorgang bei den Angiospermen [2]) bilden jetzt die Grundlage für diesen Theil unserer Wissenschaft.

Die übrigen Organe der Protoplaste nehmen bei der Befruchtung an der Kopulation keinen Antheil. Und da die Glieder der befruchteten Eizelle dennoch später die Eigenschaften der beiden Eltern besitzen, so ist es klar, dass eine Uebertragung der erblichen Eigenschaften aus dem befruchteten Kerne auf sie stattfinden muss. Diese Uebertragung ist aber der Beobachtung, wenigstens jetzt, noch nicht zugänglich. Doch sprechen bereits manche Thatsachen auch ausserhalb der Befruchtungslehre für ihre Existenz.

Es ist meine Absicht, in diesem Abschnitte alle That-

[1]) **O. Hertwig**, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, Morpholog. Jahrbuch I 1875 S. 347.

[2]) **Strasburger**, Ueber Befruchtung und Zelltheilung 1878. **Derselbe**, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen 1884.

sachen, welche auf das Wesen dieser Uebertragung ein Licht werfen können, möglichst vollständig zusammen zu stellen. Die herrschende Auffassung betrachtet diesen Vorgang als einen dynamischen, während meine Hypothese der intracellularen Pangenesis einen Transport stofflicher Theilchen als Träger der erblichen Eigenschaften annimmt. Es handelt sich also darum, zu untersuchen, welche dieser beiden Auffassungen in dem vorhandenen Beobachtungsmaterial die besten Stützen findet.

Zweites Kapitel.

Die Befruchtung.

§ 2. Die Kopulation der Zygosporeen.

Sehr lehrreich ist das Verhalten des Chlorophyllbandes der Spirogyren während der Kopulation. Schon **de Bary** hatte beobachtet, dass bei manchen einspirigen Arten die beiden Chlorophyllbänder der kopulirenden Zellen sich derart mit den Enden aneinanderlegen, dass sie ein kontinuirliches Band darstellen. Für die einspirige Art S. Weberi hingegen hat in neuester Zeit **Overton** beschrieben und abgebildet, wie das Band der mütterlichen Zelle sich bei der Kopulution in der Mitte spaltet, und wie darauf das väterliche Band sich zwischen diese beiden Hälften einschiebt und sich mit seinen Enden an sie anlegt [2]). Später werden, durch die bedeutende Anschwellung der Amylumherde, sowie durch andere Vorgänge, die Windungen des Bandes allmählig undeutlicher, um in der

---

[1]) **De Bary**, Die Conjugaten S. 3.

[2]) **C. E. Overton**, Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. VI 1888 S. 70 Taf. IV.

Zygospore ganz unkenntlich zu werden, und erst bei deren Keimung wieder zum Vorschein zu kommen [1]).

Diese Angaben genügen vollständig, um uns über die Herkunft der Chlorophyllbänder der jungen Keimpflanze eine Vorstellung zu machen. Wir nehmen dabei als Ergebniss der erwähnten Untersuchungen an, dass das Chlorophyllband der keimenden Zygospore aus den in der einen oder der anderen Weise mit den Enden aneinandergelegten Bändern der beiden Sexualzellen besteht. Was wird jetzt, bei den ersten Theilungen der jungen Pflanze mit diesen beiden Theilen des Bandes geschehen? Offenbar wird die erste Zelltheilung, indem sie das Band in der Mitte durchschneidet, in dem von **de Bary** beschriebenen Falle die mütterliche Hälfte der einen, die väterliche Hälfte der anderen Tochterzelle zuweisen. Bei S. Weberi werden dieses aber erst die beiden folgenden Theilungen thun; die mittleren Zellen des vierzelligen Fadens führen dann das väterliche, die beiden Endzellen das mütterliche Band.

Aus dieser Betrachtung ergiebt sich, dass es für die einzelnen Zellen eines einspirigen Spirogyra-fadens völlig gleichgültig ist, ob sie ihr Chlorophyllband vom Vater oder von der Mutter bekommen. Aber ohne Zweifel besitzen nachher die sämmtlichen Bänder der jungen Pflanze die gleichen erblichen Eigenschaften, auch wenn zwischen Vater und Mutter individuelle Unterschiede vorhanden waren. Wir müssen also annehmen, dass sie diese, soweit erforderlich, vom Kerne nach der Befruchtung bezogen haben. Wenn wir überhaupt dem Kopulationsvorgange eine Bedeutung für die aktiven erblichen Charaktere zuschreiben und seine Wirkung nicht durch alle Generationen

[1]) Vergl. hierüber auch **Klebahn**, Ber. d. d. bot. Ges. VI 1888 S. 163.



auf die Kerne beschränken wollen, sind wir offenbar zu dieser Annahme gezwungen.

Machen wir sie aber, so liegt hier die Nothwendigkeit einer Uebertragung der erblichen Eigenschaften vom befruchteten Kerne auf die übrigen Organe der Protoplaste in einem einfachen Beispiele vor uns.

Wir wollen diesen Satz verallgemeinern und sagen, dass es im ganzen Pflanzenreich für das neue Individuum gleichgültig ist, ob es die Organe seiner Protoplaste, mit Ausnahme des Kernes, vom Vater oder von der Mutter bezieht. Nur der Kern muss von beiden herrühren. Die in den beiden folgenden Paragraphen zu besprechenden Thatsachen lehren, dass bei der eigentlichen Befruchtung die übrigen Organe nur von der Mutter stammen. Das ist aber nur als eine besondere Anpassung zu betrachten.

Die Chromatophoren der übrigen darauf untersuchten Zygosporeen verhalten sich im Wesentlichen ähnlich wie diejenigen von Spirogyra. Sie legen sich an einander (Epithemia) oder vereinigen sich nicht (Zygnema und viele andere), kopuliren aber niemals im eigentlichen Sinne des Wortes[1]). Stets müssen also, bei den ersten Theilungen des Keimlings, die väterlichen und mütterlichen Chlorophyllkörper auf die einzelnen Zellen des Fadens vertheilt werden.

Schmitz, der wohl zuerst die Kopulation der Kerne bei den Zygosporeen beobachtete und das eigenthümliche, oben geschilderte Verhalten der Chromatophoren eingehend studirte, hebt dabei in klarer Weise hervor, dass es auch in diesen Fällen „bei der Befruchtung wesentlich nur auf die Vereinigung des Zellkernes der männlichen Zelle mit

[1]) **Schmitz**, Die Chromatophoren S. 128. Vergl. auch **Overton** und **Klebahn** ll. cc.

dem Zellkern der weiblichen Zelle ankomme"[1]. Und die später aufgefundenen Thatsachen haben diesen Ausspruch völlig bestätigt.

§ 3. Die Befruchtung der Kryptogamen.

Schmitz hat in seiner inhaltreichen Schrift über die Chromatophoren der Algen ausführlich dargethan, dass diese Gebilde, welche bei jeder vegetativen Zelltheilung von der Mutterzelle auf ihre Töchter übergehen, den Spermatozoiden in der Regel völlig fehlen[2]. Die Eizelle besitzt diese Organe aber stets. Nach der Befruchtung vermehren sie sich durch Theilung und bilden so die Chromatophoren des neuen Individuums. In Bezug auf diesen Punkt wird somit die Organisation der Protoplaste direkt von der Mutter, und nicht vom Vater geerbt.

Fragen wir nun, wie sich dabei die übrigen Glieder der Protoplaste, mit Ausnahme des Kernes, verhalten. Allem Anscheine nach besitzen die Spermatozoiden ebensowenig Vacuolen wie Farbstoffkörper, und gilt für erstere also dasselbe wie für letztere.

Nach den besten neueren Untersuchungen entstehen die Spermatozoiden nicht, wie manche Schriftsteller früher annahmen, nur aus dem Kerne der Mutterzelle, sondern es betheiligt sich an ihrer Bildung auch das übrige Plasma. Allerdings bildet der Kern die Hauptmasse des Körpers der männlichen Fortpflanzungszelle. Bereits **Schacht** hatte auf Grund eigener und Anderer Beobachtungen den Satz aufgestellt: „dass sich der Zellkern in sehr wesentlicher Weise bei der Bildung des Spermatozoids betheiligt, und gewissermaassen in dasselbe aufgeht"[3]. Er hebt ferner

[1] l. c. S. 128 Note 2.
[2] **Schmitz,** l. c. S. 120 ff.
[3] **Schacht,** Die Spermatozoiden 1864 S. 35.

hervor, dass dabei der körnige Inhalt der Mutterzelle verschwindet. Dieser Uebergang des Kernes, obgleich im Anfange der neueren Untersuchungen von hervorragenden Forschern geleugnet [1]), wird jetzt allgemein als der wichtigste Theil des ganzen Prozesses anerkannt.

Ausserhalb des Kernes liegt in den Spermatozoiden die Hautschicht, welche dieses Organ gegen äussere Einflüsse schützt, und gewissermaassen das Schiffchen bildet, welches ihn nach seinem Bestimmungsorte befördert. Die Unterscheidung dieser beiden Theile verdanken wir namentlich **Zacharias**, der die mikrochemischen Reaktionen der männlichen Fortpflanzungszellen ausführlich studirte, und wiederholt auf das verschiedene Verhalten ihrer äusseren und inneren Partien hinwies [2]). Namentlich gilt das Nuclein als chemisches Merkmal für die Substanz der Zellkerne. Flüssigkeiten, welche diese Substanz leicht lösen und ausziehen, entfernen nur die inneren Theile der Spermatozoiden, lassen aber die äussere Schicht und die Cilien im Allgemeinen ungelöst. Dagegen lösen sich die Cilien in Pepsin, und bestehen somit nicht aus Nuclein [3]). Auch nach **Campbell** entstehen die Cilien der Spermatozoiden nicht aus dem Kern, sondern aus dem Cytoplasma der Mutterzelle [4]).

Bei der Befruchtung spielt aber offenbar der Kern allein eine Rolle. Das tiefe Eindringen des ganzen Spermatozoids in die Eizellen lehrt, dass von einer Kopulation seiner Hautschicht mit derjenigen der Eizelle nicht die

---

[1]) Vergl. z. B. **Sachs**, Lehrbuch 4. Aufl. S. 303 und **Strasburger**, Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl. S. 94; ferner Bot. Zeitung 1881 S. 847 u. 848.

[2]) **Zacharias** in Bot. Zeitung 1881—1888.

[3]) **Zacharias**, Bot. Zeitung 1881 S. 828, 836 u. 850.

[4]) **Campbell**, Ber. d. d. bot. Ges. 1887 S. 120.

Rede sein kann. Vielmehr verschwinden dieses Organ und die Cilien innerhalb der Eizelle, ohne dort irgend welche merkbare Rolle zu spielen.

Ausnahmsweise besitzen die Spermatozoiden kleine Chromatophoren, deren sie dann wohl auf der Reise nach der Eizelle, sei es zum Einschlagen des richtigen Weges, sei es zu anderem Zwecke, bedürfen. So z. B. bei Fucus, wo **Schmitz** den Nachweis lieferte, dass sie durch Theilung aus den Chromatophoren der Mutterzelle entstehen [1]. Dass sie aber bei der Befruchtung eine Rolle spielen würden, dafür spricht keine Beobachtung.

Phylogenetisch sind die Spermatozoiden der Algen wohl ohne Zweifel aus kopulirenden Schwärmsporen entstanden. Dabei haben sie allmählig ihre Farbstoffkörper und wohl auch ihre Vacuolen eingebüsst. Für das Verschwinden der ersteren beschreibt **Schmitz** eine Anzahl von Zwischenstufen. Aus seiner wichtigen Behandlung dieses Punktes sei es gestattet hier die folgenden Sätze zu citiren [2]: „Bisweilen, namentlich da, wo die Differenz der beiderlei Sexualzellen noch keine sehr bedeutende ist, schliessen sie (die Spermatozoiden) sich durchaus den Isogameten an, und behalten wie diese die Chromatophoren unverändert (z. B. bei Scytosiphon lomentarium). Wird dagegen jene Differenz grösser, so zeigen die Chromatophoren der männlichen Zellen eine deutliche Tendenz zum Schwinden, namentlich wird ihre Färbung eine weniger intensive (Bryopsis)."

Dieses vergleichende Studium überbrückt also die Kluft, welche zwischen der Kopulation und der Befruchtung liegt, und welche wohl hauptsächlich dadurch bedingt wird, dass

---

[1]) **Schmitz**, l. c. S. 122.
[2]) l. c. S. 121.

bei letzterer die Organisation der Protoplaste, morphologisch nur von der Mutter, bei ersterer aber in einigen Zellen von dieser, in anderen vom Vater geerbt wird. Andererseits aber führt die erwähnte phylogenetische Betrachtung zu der Ueberzeugung, dass die Hautschicht der Spermatozoiden dieselbe Bedeutung und dieselbe Entstehung hat wie die der Schwärmsporen, und ebenso unentbehrlich ist, wie diese.

§ 4. Die Befruchtung der Phanerogamen.

Auch bei den Blüthenpflanzen wird die Organisation der Protoplaste direkt nur von der Eizelle geerbt. Aus dem Pollenschlauche dringt nur der Kern in diese hinein; sonstige Theile, auch wenn sie zum Uebertragen des Kerns erforderlich sein und diesen begleiten sollten, spielen aber beim eigentlichen Befruchtungsprozesse keine Rolle.

Jedermann kennt die hervorragenden Untersuchungen **Strasburger**'s auf diesem Gebiete, welche seit 1878 zu wiederholten Malen diesen Punkt behandelten und den vollständigen Nachweis für die obigen Sätze erbracht haben. Es wäre überflüssig, sie hier zu wiederholen, oder die Bestätigungen, welche sie durch andere Forscher erhalten haben, aufzuzählen.

Wie die Kerne sich bei der Befruchtung vereinigen, ist eine bei weitem noch nicht vollständig beantwortete Frage. Auch herrschen hier Differenzen, welche wenigstens sehr auffallend sind. Nach **Strasburger** kopuliren nicht nur die Kernschleifen, sondern auch die Kernhöhlen und somit gleichfalls der Kernsaft [1]. Nach **van Beneden** lagern sich bei Ascaris megalocephala die Kernschleifen der männlichen und der weiblichen Zelle einander gegen-

[1]) **Strasburger**, Ueber Kern- und Zelltheilung 1888 S. 230.

über, um den Furchungskern zu bilden [1]). Sie scheinen sich dann an den Enden zu verbinden, um zusammen einen einzigen Kernfaden zu bilden, in welchem somit nur eine Aneinanderlagerung, nicht eine gegenseitige Durchdringung der beiderseitigen Elemente stattfinden würde. Während aber, nach den vorhandenen Angaben, bei den Thieren die Kopulation im Stadium der sternförmig angeordneten Kernschleifen vor sich geht, soll sie bei den Pflanzen im Stadium der Ruhe geschehen. Ob dieser Unterschied wirklich vorhanden ist, und wie sich allgemein die Kernfäden vereinigen, sind Fragen, welche noch weiterer Untersuchung bedürfen [2]).

Wichtig ist, dass die Anzahl der Kernschleifen nach **Strasburger**'s neuesten Untersuchungen auch bei Pflanzen in den generativen Zellen für jede Pflanzenart konstant, und zwar für die männlichen Zellen dieselbe ist wie für die weiblichen. Bisweilen ist sie für grosse Gruppen dieselbe, so bei den Orchideen 16; bei den Liliaceen wechselt sie aber zwischen 8, 12, 16 und 24 [3]). Für Ascaris megalocephala ist sie 2, für A. lumbricoides 24. Eine systematische Bedeutung, oder eine einfache Beziehung zu den erblichen Eigenschaften hat diese Zahl also offenbar nicht.

Von der Fortsetzung der Untersuchungen auf diesem Gebiete dürfen wir aber wichtige Aufschlüsse über die Frage erwarten, welche Theile des Kernes die eigentlichen Träger der latenten erblichen Eigenschaften sind. Augenblicklich spricht vieles dafür, dass sie in dem Kernfaden zu suchen seien [4]). Für die weitere Ausarbeitung der Ver-

---

[1]) **E. van Beneden**, Recherches sur la maturation de l'oeuf 1883.

[2]) **Strasburger**, Ueber Kern- und Zelltheilung 1888 S. 240.

[3]) **Strasburger**, l. c. S. 239, 242.

[4]) **Roux**, Ueber die Bedeutung der Kernfiguren 1883.

erbungstheorie ist dieses ohne Zweifel vom höchsten Interesse; für unsere Hypothese ist eine Entscheidung aber nicht unbedingt nothwendig.

Drittes Kapitel.

Die Uebertragung der erblichen Eigenschaften aus den Kernen auf die übrigen Organe der Protoplaste.

§ 5. Die Hypothese der Uebertragung.

Schon mehrfach war von einer Uebertragung der erblichen Eigenschaften aus den Kernen auf die übrigen Organe der Protoplaste die Rede. Ueberblicken wir aber die sämmtlichen im vorigen und in diesem Abschnitt zusammengestellten Thatsachen, so tritt uns die Nothwendigkeit der Annahme einer solchen Uebertragung mit voller Kraft vor Augen.

Die pflanzlichen Protoplaste besitzen eine sichtbare Organisation, welche bei jeder Zelltheilung durch Theilung der einzelnen Organe direkt von der Mutterzelle auf ihre Töchter übergeht. Die Erblichkeit ist hier eine sichtbare, keine latente. Die einzelnen Organe aber sind von einander in ontogenetischer Beziehung unabhängig; sie entstehen nur durch Theilung bereits vorhandener. Und wenn sie auch im Laufe der Entwickelung verschiedenen Funktionen angepasst werden und dabei andere Namen erhalten haben, und ihre Entstehung in einzelnen Fällen noch nicht aufgeklärt ist, so steht doch im Ganzen und Grossen so viel fest, dass der Kern, die Chromatophoren, die Vacuolen und das Körnerplasma, und vielleicht auch die Hautschicht, Hauptorgane sind, welche nie aus einander hervorgehen, sondern nur neben einander sich vermehren.

Jedes dieser Hauptorgane besitzt eine Fülle von Eigenschaften und Anlagen, welche zusammen den Charakter der Spezies ausmachen. Diese Eigenschaften sind entweder direkt unter dem Mikroskope sichtbar, oder verrathen ihre Anwesenheit durch bestimmte Funktionen. Dass die erblichen Eigenschaften in den entsprechenden Organen der Protoplaste liegen, darüber besteht kein Zweifel. Ob sie aber in Zellen, wo sie nur als Anlagen vorhanden sind, ebenfalls in diesen liegen, darüber geben uns die Vorgänge der vegetativen Fortpflanzung keine Entscheidung.

Diese bietet uns der Befruchtungsvorgang. Die Bastarde lehren, und die alltäglichen Beobachtungen am Menschen bestätigen es, dass die Kinder im Mittel im gleichen Maasse ihre Eigenschaften von beiden Eltern erhalten. Die befruchtete Eizelle aber erhält ihre Organe nur aus der Mutter, vom Vater gelangt nur der Spermakern zur Kopulation mit dem Kerne der Eizelle. Die sämmtlichen erblichen Eigenschaften des Vaters müssen also im Kerne, als Anlagen, im latenten Zustande, übergehen. Und bevor sie in den übrigen Organen der Protoplaste aktiv werden können, müssen sie also offenbar aus dem Kern auf diese übertragen werden.

Diese Uebertragung ist somit eine Hypothese, deren Annahme beim jetzigen Zustande unserer Kenntnisse wohl als nothwendig betrachtet werden darf.

Es sei mir gestattet, diese Uebertragung durch einige Beispiele zu beleuchten. Ich entlehne sie den Bastarden, weil hier die Verhältnisse am klarsten und am beweiskräftigsten vor uns liegen, und wähle die Farben der Blumen, da diese der Betrachtung leicht zugänglich sind.

Zunächst die rothe Blüthenfarbe. Phaseolus multiflorus hat rothe, Phaseolus vulgaris nanus weisse

Blumen. Durch Bestäubung des letzteren mit dem Pollen des ersteren entstand mehrere Male, und so auch in 1886 in meinen Kulturen, ein Bastardsame. Dieser weicht äusserlich von den normalen Samen seiner Mutterpflanze nicht ab, entwickelt sich aber zu einer Pflanze, welche im Habitus dem schlingenden Ph. multiflorus ähnlich ist, jedoch kleiner bleibt als dieser. Die Blumen des Bastardes sind blassroth; ihre Farbe hält, wie ich mich selbst überzeugen konnte, nahezu die Mitte zwischen beiden Eltern. Der rothe Farbstoff aber findet sich, gelöst, in den Vacuolen der Zellen der Blumenblätter.

Die Eigenschaft der Vacuolen, das rothe Erythrophyll zu bilden, rührt also in diesem Bastard vom Vater her. Die Vacuolen des Bastardes stammen aber morphologisch von denen der Mutter ab. Das Erythrophyllbildende Vermögen muss also, im latenten Zustande, in dem Pollenkern des Vaters auf den Kern der Eizelle übergegangen und aus diesem, früher oder später, den Vacuolen des Bastardes mitgetheilt worden sein.

Dasselbe lehren viele andere Bastarde, wie z. B. Digitalis lutea ♀ - purpurea ♂, Linaria vulgaris ♀ × purpurea ♂, Linaria genistaefolia ♀ × purpurea ♂ u. s. w.[1]).

Die gelbe Farbe der Blüthen verhält sich in derselben Weise. Digitalis luteo — purpurea giebt das beste Beispiel. Die beiden Formen D. purpurea ♀ × lutea ♂ und D. lutea ♀ × purpurea ♂ sind einander bis auf einige Abänderungen in der Blüthenfarbe völlig gleich[2]). Eine Abbildung des Bastardes giebt **Naudin**; die Blüthe besitzt in der einen Traube eine rein gelbe Farbe, in der

[1]) Vergl. **Focke**, Die Pflanzenmischlinge S. 311, 315 u. a. a. Stellen.
[2]) **Focke**, l. c. S. 315.

anderen sind gelb und blassroth mit einander vermischt [1]). Von den beiden genannten Bastarden der Linaria finde ich die reciproken Formen nicht erwähnt.

Wie die Eigenschaften der Vacuolen, so müssen auch die der Chromatophoren bei der Bastardirung im Pollenkerne des Vaters im latenten Zustande dem Bastarde mitgetheilt werden. Als Beispiel nenne ich Raphanus sativus ♀ × Brassica oleracea ♂, Medicago sativa ♀ × falcata ♂, Geum album ♀ × urbanum ♂, Verbascum phoeniceum ♀ × blattaria ♂ [2]).

Aehnliche Beispiele lassen sich in grosser Zahl der reichhaltigen Literatur über Bastardirungsversuche entnehmen. Aber ein ausführliches mikroskopisches Studium der Bastarde in Beziehung zum anatomischen Bau ihrer Eltern bleibt stets in hohem Grade Bedürfniss für die Wissenschaft.

Noch schlagender und allgemeiner tritt uns die Nothwendigkeit der Annahme einer Uebertragung entgegen, wenn wir die Bastarde in der zweiten und folgenden Generationen betrachten. Fast stets, wenn diese in hinreichend grosser Zahl kultivirt werden, schlagen einige auf die Grossmutter, andere auf den Grossvater zurück. Die letzteren können dem Grossvater bis zum Verwechseln ähnlich sein. Es lehrt uns dieses, dass beim Bastardiren sämmtliche Eigenschaften des Vaters auf den Bastard übergehen, um, soweit sie in ihm nur als Anlagen vorhanden sind, in einigen seiner Kinder wieder aktiv zu werden. Alle Organe der Protoplaste müssen also ihre aktiven Eigenschaften aus dem Kerne beziehen können.

---

[1]) **Naudin**, Nouvelles recherches sur l'hybridité, in Nouvelles Archives du Muséum d'histoire naturelle de Paris 1869 p. 95 Pl. 2.

[2]) Diese Beispiele nach **Focke**, wo leicht mehrere zu finden sind. Ich hatte leider nicht die Gelegenheit, die Natur des gelben Farbstoffes zu kontroliren.

Im Bastard sind aber die Eigenschaften des Vaters und der Mutter in gleicher Weise vertreten. Namentlich sind die beiden Bastarde, welche zwei Arten hervorbringen können, indem die eine Art das eine Mal als Vater, das andere Mal als Mutter fungirt, unter sich mit wenigen Ausnahmen im Wesentlichen gleich. Es liegt also kein Grund vor, anzunehmen, dass die in der Eizelle und im Spermatozoid latenten erblichen Eigenschaften in prinzipiell anderer Weise vom Vater als von der Mutter geerbt werden. Und somit kommen wir zu der Folgerung, dass auch die letzteren im Kerne, und nicht über die einzelnen Organe der Eizelle vertheilt, liegen müssen.

Die Kerne sind somit die Träger der latenten erblichen Eigenschaften. Diese müssen, um aktiv zu werden, wenigstens zum weitaus grössten Theil [1]), aus ihnen in die übrigen Organe der Protoplaste übergehen.

§ 6. Beobachtungen über den Einfluss des Kernes in der Zelle.

Dass dem Zellkerne irgend eine hervorragende Rolle im Leben der Zellen zukommt, darüber waren schon die ersten Beobachter dieses Organes sich völlig klar. Sie haben dieser Ueberzeugung in dem Namen selbst Ausdruck gegeben. Und wenn auch später das vermeintliche Fehlendes Kernes bei grossen Gruppen unter den Thallophyten Zweifel an der Richtigkeit dieser Meinung aufkommen liess [2]), so sind diese durch die neueren Untersuchungen völlig beseitigt.

Welcher Art aber jene Rolle war, darüber gelang es anfänglich gar nicht, sich eine Vorstellung zu machen.

---

[1]) Die Eigenschaften, welche die Kerntheilung regeln, werden wohl in den Kernen selbst aktiv.

[2]) Vergl. **Brücke**, Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien 1861.

Erst die im ersten Kapitel dieses Abschnittes genannten Forscher, **Haeckel, Hertwig, Flemming, Strasburger** u. A., haben uns gelehrt, den Kern als das eigentliche Organ der Vererbung anzusehen. Und noch in den letzten Jahren finden sich Schriftsteller, welche den Kern, **Haeckel**'s bestimmter Aeusserung entgegen, als ein Organ der Ernährung betrachten, indem sie ihm einen Einfluss auf die Bildung von Eiweiss, Stärke oder anderen Assimilationsprodukten zuschreiben.

Durch den Einfluss der namhaft gemachten Forscher ist die Aufmerksamkeit in den letzten Jahren immer mehr auf den Kern gerichtet worden. Und demzufolge sind eine Reihe von Beobachtungen gemacht und veröffentlicht worden, welche dafür sprechen, dass grade auf die wichtigsten Prozesse im Zellenleben der Kern, obgleich nicht selbstthätig, doch einen bedeutenden Einfluss ausübt. Im Grossen und Ganzen sind die beobachteten Verhältnisse ohne Zweifel darauf zurückzuführen, dass die erblichen Eigenschaften, so lange sie latent sind, im Kern aufbewahrt werden, während sie erst in den übrigen Organen der Protoplaste in Thätigkeit zu gerathen pflegen. Doch ist nicht zu vergessen, dass im Einzelnen spezielle Korrelationen zwischen Kern und Protoplasma obwalten können, welche auf spezifische Anpassungen, und nicht auf allgemeine Gesetze zurückzuführen sind. Im Einzelfalle dürfte es meistens schwierig sein, zwischen diesen beiden Möglichkeiten zu entscheiden.

Zunächst führe ich einige bereits von älteren Forschern hervorgehobene Verhältnisse an. In jungen Zellen liegt der Kern in der Mitte der Zelle. Bei zunehmender Vergrösserung der Vacuolen, wenn das Protoplasma in den sogenannten schaumigen Zustand gelangt, bleibt er an jener Stelle liegen und ist durch von ihm ausstrahlende Bänder

und Leisten mit allen Theilen des wandständigen Plasma auf dem kürzesten Wege verbunden. Dieses bekannte Bild und die hervorragende Grösse des Kernes in jungen Zellen mögen wohl die ersten Gründe gewesen sein, aus denen man die besondere Wichtigkeit dieses Organes abgeleitet hat. Bei zunehmendem Wachsthum der Zellen wächst der Kern nicht in entsprechender Weise, er wird relativ kleiner, und durch das Verschmelzen der Vacuolen wird er gezwungen seine centrale Lage aufzugeben. Für gewöhnlich nimmt er nun aber keine andere Stellung als fest an, sondern wird von den Strömen des Körnerplasma durch die Zelle herumgeführt. Häufig legt er dabei, wie **Hanstein** hervorhebt, innerhalb weniger Stunden einen vielverschlungenen Weg zurück und durchsegelt sein Gebiet in allen Richtungen, „als ob er es überall zu inspiziren hätte“ [1]). Alles spricht dafür, dass die Thätigkeit des ganzen Protoplasten unter dem regulirenden Einfluss der Zellkerne steht [2]).

Neben diesem allgemeinen Verhalten der Zellkerne haben uns nun in den letzten Jahren die Untersuchungen von **Tangl, Haberlandt, Korschelt** und Anderen eine besondere Beziehung der Kerne zu einzelnen Prozessen im Zellenleben kennen gelehrt.

Tangl beobachtete Zwiebelschuppen von Allium Cepa, welche vor kurzer Zeit, z. B. am vorigen Tage, verwundet waren [3]). Er sah, dass in der Nähe der Wundfläche die Zellkerne nicht wie sonst regellos über die Zellen zerstreut liegen, sondern dass sie sich sämmtlich nach derjenigen Seite ihrer Zelle begeben hatten, welche der Wunde am

---

1) **Hanstein**, Das Protoplasma, 1880, I S. 165.
2) Vergl. **Strasburger**, Neue Untersuchungen, 1884 S. 125.
3) **Tangl**, Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasma. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Bd. XC. 1884.

nächsten lag. Mit ihnen war auch das Körnerplasma an jenen Wänden angehäuft. Je geringer die Entfernung von der Wunde, um so schärfer war die Erscheinung ausgeprägt, doch bis in einer Entfernung von etwa 0,5 mm war sie noch deutlich zu erkennen. Diese Verhältnisse deuten wohl darauf hin, dass die Regenerationsvorgänge, welche die Wunden hervorzurufen pflegen, hier unter dem Einflusse der Kerne vor sich gehen.

Haberlandt hat in einer langen Reihe von Fällen, in denen die Zellen der höheren Pflanzen an bestimmten Stellen ihres Umfanges ein lokal stärkeres Wachsthum zeigen, die Lage des Kernes während dieses Prozesses aufgesucht[1]). Theils dort, wo durch lokalisirtes Flächenwachsthum sich die Form der Zellen ändert, theils wo einseitige Verdickungen der Membran, oder eine bestimmte Wandskulptur angelegt werden. Und obgleich bei der Fülle der Einzelerscheinungen eine ausnahmslose Regel nicht zu erwarten war, so fand er doch im Grossen und Ganzen, dass der Zellkern sich zumeist dorthin begiebt, wo das Wachsthum am ausgiebigsten ist, und am längsten dort verweilt, wo letzteres am längsten andauert.

Für thierische Zellen gilt nach **Korschelt** im Allgemeinen dieselbe Regel[2]). Es gelang diesem Forscher in einer Reihe von Fällen, bei vorwiegend einseitiger oder lokaler Thätigkeit in den Zellen, eine bestimmte, dem Orte dieses Prozesses möglichst genäherte Lage für den Kern zu beobachten. Häufig auch ist der Kern mit solchen bevorzugten Stellen bei entfernterer Lage durch Bänder und Anhäufungen von Protoplasma verbunden.

---

[1]) G. **Haberlandt**, Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes 1887.

[2]) E. **Korschelt**, Biolog. Centralblatt Bd. VIII Nr. 4 S. 110 ff.

Wo der Kern nicht durch Ortsänderungen seinen Einfluss auf die Vorgänge im Protoplasma zu erkennen giebt, geschieht solches oft durch eine bestimmte Anordnung dieses letzteren um den Kern herum. Die Anhäufung der Amyloplaste in der nächsten Umgebung des Nucleus, wie sie in jungen Zellen so oft beobachtet wird, ist von verschiedenen Forschern auf einen Einfluss des Kernes auf ihre Thätigkeit zurückgeführt worden [1]. **Pringsheim** hat nachgewiesen, dass in den Zellen der Spirogyren die Fäden, welche von der Kerntasche ausstrahlen, sich speziell den Amylumkernen der Chlorophyllbänder anheften und durch Verzweigung oft mehrere derselben direkt mit dem Kerne in Verbindung setzen [2]. Bei der Zellbildung in jenen Embryosäcken, wo die neuen Zellen nach der Bildung zahlreicher Kerne in einer wandständigen Schicht entstehen, hat **Strasburger** mehrfach Strahlenfiguren beschrieben, welche die Kerne mit einander verbinden, und welche nicht nur zwischen den beiden Tochterzellen einer Mutterzelle vorhanden sind, sondern auch zwischen den nicht in diesem Verwandtschaftsgrade stehenden Kernen angelegt werden. Diese Strahlenfiguren beherrschen augenscheinlich die Entstehung der neuen Zellwände und bedingen es, dass sie in der erforderlichen Richtung mit Bezug auf die Kerne angelegt werden. Dass den Strahlen entlang irgend ein Einfluss von den Kernen ausgeht, und bei der Zelltheilung sich geltend macht, kann nach den wiederholten Ausführungen dieses Forschers wohl nicht mehr angezweifelt werden [3].

Für eine hervorragende Bedeutung des Zellkernes

---

[1] Vergl. z. B. **Strasburger**, Ueber Kern- und Zelltheilung 1888 S. 195, **Schimper**, **Pringsh**. Jahrb. Bd. XVI S. 1 und **Haberlandt**, Flora 1888.

[2] **Pringsh.** Jahrb. Bd. XII S. 304.

[3] Vergl. z. B. Botan. Praktikum, 1. Aufl. S. 610.

spricht auch die, namentlich von **Schmitz** entdeckte und eingehend studirte Vielkernigkeit der Coeloblaste [1]). Die Kerne liegen hier gewöhnlich nicht im strömenden Theile des Körnerplasma, sondern sind dessen ruhenden Schichten eingebettet. Sie liegen dabei regelmässig in nahezu gleichen Entfernungen von einander, und sind meistens klein und so zahlreich, dass jedes abgetrennte Stück, wenn es nicht überhaupt zu klein ist, um am Leben zu bleiben, wohl stets einen oder mehrere Kerne enthält. Alle Theile des Protoplasten können hier offenbar unter dem unmittelbaren Einfluss der Kerne stehen.

Neben den Beobachtungen an unverletzten Zellen sind in letzter Linie die Untersuchungen an verwundeten Protoplasten zu besprechen. Bereits **Schmitz** hat darauf aufmerksam gemacht, dass ausgetretene Protoplasmaballen von Vaucheria und anderen Siphonocladiaceen nur dann im Stande sind eine neue Zellhaut zu bilden und sich zu neuen lebensfähigen Individuen zu regeneriren, wenn sie einen oder mehrere Kerne besitzen [2]). Nicht, dass der Kern die einzige Bedingung wäre; die Chromatophoren und die übrigen Organe der Protoplaste dürfen ebenso wenig fehlen, aber von diesen ist die Bedeutung für Wachsthum und Ernährung derart, dass ihre Unentbehrlichkeit als selbstverständlich betrachtet werden kann. **Nussbaum** und **Gruber** haben dann durch ausgedehnte Theilungsversuche an Protozoen bewiesen, dass auch hier Theilstücke der Protoplaste sich nur dann völlig regeneriren können, wenn ihnen mindestens der Kern nicht fehlt [3]).

---

[1]) **Schmitz**, Die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen, Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle 1879.

[2]) l. c. S. 34.

[3]) **Nussbaum**, Ueber die Theilbarkeit der lebenden Materie, Archiv für mikr. Anatomie 1886. — **Gruber**, Biol. Centralbl. Bd. IV, und Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i/B. 1886.

Wichtig sind auch die Versuche von **Klebs** über die Kultur plasmolysirter Zellen [1]. Ich entnehme diesen das Folgende: Wenn man Zellen von Zygnema und Oedogonium in einer zehnprozentigen Lösung von Glucose plasmolysirt, trennt sich in den längeren Zellen der Inhalt nicht selten in zwei oder mehrere Stücke, welche, anfangs durch dünne Fäden verbunden, sich später völlig von einander isoliren. Kultivirt man nun die Fäden in dieser Lösung am Lichte, so umgeben sich die kontrahirten Protoplaste mit einer neuen Zellwand, welche allmählig an Dicke zunimmt. Früher oder später fangen sie an zu wachsen und sich zu theilen, wobei sie die alte Zellhaut durchbrechen können. In jenen Zellen aber, wo der Inhalt in zwei oder mehrere Theile gespalten worden ist, von denen selbstverständlich nur der eine den Kern enthalten kann, macht stets auch nur dieser Theil eine neue Zellhaut; die kernlosen Stücke können zwar Stärke bilden und sich ernähren, zum Wachsthum sind sie aber nicht befähigt.

Um über die Rolle des Zellkernes weitere Aufschlüsse zu erhalten, wäre offenbar eine Methode erwünscht, welche es gestattete, den Zellkern zu tödten, ohne den Zellkörper sonst zu schädigen. Vielleicht lässt sich diese gewinnen durch Anwendung des von **Pringsheim** angegebenen Principes der partiellen Tödtung von Zellen im Brennpunkte einer Linse [2]. Wählt man die Linse so, dass sie einen einzigen Punkt der Zelle zu treffen gestattet, und bringt man bei schwacher Beleuchtung den Kern dorthin, so dürfte sich, durch kurze Besonnung, das gewünschte Resultat wohl in manchen Zellen erreichen lassen. Ich möchte

---

[1] **G. Klebs**, Bot. Centralbl. Bd. 28 S. 156 und Arbeiten d. Bot. Instituts in Tübingen Bd. II 1888 S. 565.

[2] **Pringsh.**, Jahrb. Bd. XII S. 331 ff.

deshalb diese Methode zur weiteren Ausbildung in dieser Richtung auf's dringlichste empfehlen.

Fassen wir die Resultate der besprochenen Beobachtungen zusammen, so sehen wir, dass die Kerne einen Einfluss auf die Thätigkeit der übrigen Glieder des Plasmaleibes besitzen. Sie üben diesen Einfluss nur so lange aus, als die betreffenden Glieder noch im protoplasmatischen Zusammenhang mit ihnen stehen, und am liebsten auf kürzestem, oder doch durch direkte Plasmabänder dargestelltem Wege.

Abschnitt IV.

Die Hypothese der intracellularen Pangenesis.

Erstes Kapitel.

Pangene in Kern und Cytoplasma.

§ 1. Einleitung.

Die Schlussfolgerungen, zu denen uns im ersten Theile die kritische Betrachtung der bisherigen Theorien über die Erblichkeit, und im zweiten die Uebersicht über den jetzigen Stand der Zellenlehre geführt haben, wollen wir jetzt mit einander in Verbindung zu bringen suchen.

Das Ergebniss des ersten Theiles war, dass die vergleichende Betrachtung der Organismenwelt von einem möglichst breiten Standpunkte uns zwingt, die Artcharaktere aufzufassen als zusammengesetzt aus zahllosen, mehr oder weniger selbständigen Faktoren, von denen weitaus die meisten bei verschiedenen, und viele bei äusserst zahlreichen Arten wiederkehren. Die fast unübersehbare

Mannigfaltigkeit der lebenden und der ausgestorbenen Organismen wird dadurch zurückgeführt auf die zahllosen verschiedenen Kombinationen, welche eine verhältnissmässig geringe Anzahl von Faktoren zulässt. Diese Faktoren sind die einzelnen erblichen Eigenschaften, welche allerdings zumeist nur äusserst schwierig in dem verwickelten Ganzen der Erscheinungen als solche zu erkennen sind, welche aber doch, da jede unabhängig von den übrigen variiren kann, in vielen Fällen getrennt der experimentellen Behandlung unterworfen werden können.

Diese erblichen Eigenschaften müssen in der lebendigen Materie begründet sein, jede vegetative Keimzelle, jede befruchtete Eizelle muss die sämmtlichen, den Charakter der betreffenden Art zusammensetzenden Faktoren potentiell in sich enthalten. Die sichtbaren Erscheinungen der Erblichkeit sind somit die Aeusserungen der Eigenschaften kleinster unsichtbarer, in jener lebendigen Materie verborgener Theilchen. Und zwar muss man, um sämmtlichen Erscheinungen Rechenschaft tragen zu können, für jede erbliche Eigenschaft besondere Theilchen annehmen. Ich bezeichne diese Einheiten als Pangene.

Diese Pangene, unsichtbar klein, aber doch von ganz anderer Ordnung wie die chemischen Moleküle und jedes aus zahllosen von diesen zusammengesetzt, müssen wachsen und sich vermehren und sich bei den Zelltheilungen auf alle oder doch nahezu alle Zellen des Organismus vertheilen können. Sie sind entweder inaktiv (latent) oder aktiv, können sich aber in beiden Zuständen vermehren. Vorwiegend inaktiv in den Zellen der Keimbahnen, entwickeln sie für gewöhnlich ihre höchste Aktivität in den somatischen Zellen. Und zwar derart, dass in höheren Organismen wohl nie sämmtliche Pangene in derselben Zelle zur Ak-

tivität gelangen, sondern so, dass in jeder eine oder einige wenige Gruppen von Pangenen zur Herrschaft gelangen und der Zelle ihren Charakter aufprägen.

Die Befruchtung besteht in einer Kopulation der Zellkerne. Das Kind erhält vom Vater nur das, was im Kerne des Spermatozoids oder des Pollenkornes enthalten war. Sämmtliche erblichen Eigenschaften müssen also in den Kernen durch die betreffenden Pangene repräsentirt sein. Die Kerne gelten deshalb als die Bewahrstätten der erblichen Eigenschaften.

In den Kernen bleiben aber weitaus die meisten Eigenschaften zeitlebens latent. In die Erscheinung treten sie erst in den übrigen Organen der Protoplaste. Schon **Haeckel** sprach es aus, „dass der innere Kern die Vererbung der erblichen Charaktere, das äussere Plasma dagegen die Anpassung, die Akkomodation oder Adaptation an die Verhältnisse der Aussenwelt zu besorgen hat" (Vergl. S. 166). Es muss also in irgend einer Weise eine Uebertragung der erblichen Eigenschaften vom Kerne auf das Cytoplasma[1]) stattfinden, und die im vorigen Abschnitt mitgetheilten Beobachtungen liefern wichtige Argumente für die Richtigkeit dieser Folgerung.

Das sind die Schlüsse, zu denen die vorhandenen Thatsachen meiner Ansicht nach in vollem Maasse berechtigen. Die Annahme von Pangenen ist für mich eine Hypothese, welche mir beim jetzigen Stande unseres Wissens unerlässlich scheint. Sie ist zur Erklärung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen, vorausgesetzt dass man diese Erklärung auf materieller Grundlage versuchen will, meiner Meinung nach durchaus nothwendig.

[1]) Unter Cytoplasma verstehe ich hier das ganze Protoplasma mit Ausnahme des Kernes.

Ich verlasse nun diese allgemeinen Betrachtungen und werde versuchen zu schildern, wie ich mir die Beziehung der Pangene zu den Erscheinungen des Zellenlebens denke. Ich bin mir wohl bewusst, dass das Ausarbeiten einer Hypothese in ihre äussersten Konsequenzen nur zu leicht zu Irrschlüssen führt, und nur dann für die Wissenschaft nützlich ist, wenn es zu bestimmten, experimentell zu beantwortenden Fragen leitet. Ich werde mich daher möglichst beschränken und nur Eine Hypothese aufstellen, welche mir sich durch ihre Einfachheit zu empfehlen scheint. Diese Hypothese mit den sich direkt daraus ergebenden Folgerungen soll der Gegenstand des vorliegenden, letzten Abschnittes bilden.

Diese Hypothese lautet: Das ganze lebendige Protoplasma besteht aus Pangenen; nur diese bilden darin die lebenden Elemente.

§ 2. Aufbau des ganzen Protoplasma aus Pangenen.

Aus **Hertwig**'s berühmter Entdeckung haben einige Forscher abgeleitet, dass nur der Kern Träger der erblichen Eigenschaften sei, dass diese völlig auf ihn beschränkt seien. Es ist dieses nach meiner Meinung eine viel zu weitgehende und durch nichts berechtigte Folgerung. Die Kopulation der Kerne bei der Befruchtung beweist nur, dass sämmtliche erblichen Eigenschaften im Kerne vergegenwärtigt sein müssen; dass sie nicht daneben auch im Cytoplasma vorhanden sein können, darüber entscheidet diese Thatsache nichts.

Die Organe der befruchteten Eizelle sind noch dieselben wie die der unbefruchteten; die junge Pflanze hat ihre Chromatophoren und Vacuolen als solche von ihrer

Mutter geerbt. In der langen Reihe von Zelltheilungen, welche von der befruchteten Eizelle ausgehen, gehen jene Organe jedesmal, unter stetiger Vermehrung durch Theilung, auf die Tochterzellen über. Sie haben sozusagen ihren unabhängigen Stammbaum neben dem der Zellkerne. Es giebt also offenbar auch eine Erblichkeit ausserhalb der Zellkerne.

Die kleinsten morphologischen Theilchen, aus denen die Chromatophoren aufgebaut sind, müssen sich offenbar selbständig vermehren können, sonst wäre weder das Wachsthum noch die wiederholten Theilungen dieser Gebilde zu erklären. In dieser Hinsicht stimmen die Theilchen offenbar mit den Pangenen des Kernes überein. Das Vermögen, den Chlorophyllstoff zu erzeugen, muss in den entsprechenden Pangenen des Kernes im latenten Zustande vorhanden sein, in den kleinsten Theilchen der Chromatophoren ist es bei den höheren Pflanzen, so lange die betreffenden Glieder im Dunklen verweilen, gleichfalls inaktiv, um erst am Lichte aktiv zu werden.

Wir werden somit entweder Chlorophyll-pangene im Kerne und besondere Chlorophyll-bildende Theilchen in den Chromatophoren annehmen müssen, oder aber diese beide identifiziren und uns vorstellen, dass jene hypothetischen Einheiten, im Kerne inaktiv, selber zu den Chromatophoren gehen, um in diesen aktiv zu werden. Die zweite Annahme ist offenbar die einfachste; denn die erste fordert für jede Funktion zweierlei, sich durch Wachsthum und Theilung vermehrende Einheiten, welche dazu noch stets derart in Wechselwirkung stehen müssen, dass die Einheiten im Chromatophor nur so arbeiten können, wie es die entsprechenden Pangene im Kerne vorschreiben.

Genau dieselbe Erörterung lässt sich auf die übrigen

Eigenschaften der Chromatophoren und auf die anderen Organe der Protoplaste, mit einem Worte auf alle erblichen Eigenschaften anwenden.

Betrachten wir unsere Frage vom Standpunkte der Deszendenzlehre. In den ersten noch kernlosen Organismen müssen wir uns selbstverständlich auch die einzelnen erblichen Eigenschaften an Pangene gebunden denken. Diese müssen hier aber offenbar im Protoplasma liegen. Und sobald die Differenzirung so weit vorgeschritten war, dass nicht alle Eigenschaften zu gleicher Zeit in Thätigkeit zu sein brauchten, müssen in diesen einfachsten Protoplasten aktive und inaktive Pangene neben und zwischen einander gelegen haben. Je nach Alter und äusseren Umständen würden das eine Mal diese, das andere Mal jene Pangene in Thätigkeit gerathen. Hier wäre es ganz überflüssig, für jede Funktion zweierlei Art von Einheiten anzunehmen, einmal inaktive, nur die Vererbung besorgende Pangene und ein anderes Mal Theilchen, welche die latenten Eigenschaften jener äussern könnten. Viel einfacher ist für diese niederen Lebewesen offenbar die Annahme, dass dieselben Pangene je nach Umständen aktiv oder inaktiv sein können.

Dass das Protoplasma aus kleinsten Theilchen besteht, welche sich selbständig vermehren können, kann wohl nicht bezweifelt werden. Es ist ja dieses das eigentliche Attribut des Lebens. Und dass wir nur diese Theilchen als Lebenseinheiten zu betrachten haben, neben denen alles übrige, Eiweiss, Glucose, Salze u. s. w., nur gelöst im Imbibitionswasser vorhanden ist, scheint mir ebenfalls klar. Wie diese Theilchen konstituirt sind, ob sie selbst Imbibitionswasser enthalten oder nicht, und wie durch ihren Bau die sichtbaren Merkmale der Organismen bedingt sind, wissen wir nicht, viel weniger wie sie sich theilen und vermehren können.

Abgesehen von diesen, jeder Theorie anklebenden Schwierigkeiten, ist aber die Annahme, dass diese Theilchen identisch sind mit den Trägern der erblichen Anlagen, offenbar die einfachste, welche man über den Bau der lebendigen Materie machen kann.

Die Entstehung des Zellkernes in der phylogenetischen Differenzirung der niedersten Organismen erscheint uns, von diesem Gesichtspunkte aus, wie eine äusserst praktische Arbeitstheilung. Bis dahin lagen die aktiven und die inaktiven Pangene im Protoplasma überall zwischen und neben einander. Und einen je höheren Grad die Differenzirung erlangt hatte, um so grösser musste die Zahl der unter sich verschiedenen Pangene in demselben Protoplasten sein. Um so grösser müsste aber auch jedesmal die Menge der inaktiven zwischen den aktiven werden. Die letzteren würden dadurch auf einen verhältnissmässig grossen Raum vertheilt werden, und die Leistungsfähigkeit des Ganzen müsste dementsprechend abnehmen. Durch die Ausbildung des Kernes konnte diese Sachlage geändert werden. Die inaktiven Pangene würden in diesem angehäuft und aufbewahrt werden; die aktiven könnten sich näher aneinander anschliessen.

Malen wir dieses Bild weiter aus. Sobald der Augenblick für bestimmte bis dahin inaktive Pangene gekommen war, sich in Thätigkeit zu versetzen, müssten sie jetzt offenbar aus dem Kerne in das Cytoplasma übergehen. Dabei würden sie aber ihre Eigenschaften, und namentlich ihr Vermögen zu wachsen und sich zu vermehren behalten. Nur wenige gleichartige Pangene brauchten also jedesmal aus dem Kerne auszutreten, um durch ihre weitere Vermehrung die von ihnen getragene Eigenschaft dem betreffenden Theile des Cytoplasma aufzuprägen. Dieser Vorgang

würde sich bei jeder Aenderung der Funktion eines Protoplasten wiederholen, jedesmal würden neue Pangene aus dem Kerne austreten, um aktiv werden zu können. In dieser Weise würde bald das ganze Cytoplasma aus den vom Kern bezogenen Pangenen und ihren Nachkommen bestehen.

§ 3. Aktive und inaktive Pangene.

Schon **Darwin** hat betont, dass die Ueberlieferung eines Charakters und seine Entwickelung, wenn sie auch häufig zusammengehen, dennoch distinkte Vermögen sind [1]). Dieser aus den Erscheinungen des Atavismus abgeleitete Satz hat durch die Entdeckung der Funktion der Zellkerne eine hervorragende Bedeutung in der Zellenlehre erhalten. Die Ueberlieferung ist die Funktion der Kerne, die Entwickelung ist Aufgabe des Cytoplasma.

Die bisherigen Theorien nehmen dabei einen vollständigen Gegensatz zwischen Kern und Cytoplasma an, indem sie sich die erblichen Eigenschaften auf den ersteren beschränkt denken, und im übrigen Protoplasma nur ein passives Substrat erblicken, mittelst dessen jene arbeiten. So wurde der Kern das Wesentliche in der Zelle; er beherrschte nicht nur, sondern bestimmte auch vollständig die Funktionen. Aber die Versuche von **Nussbaum, Gruber, Klebs** und Anderen haben gelehrt, dass auch kernlose Theilstücke niederer Organismen gewisse Funktionen auszuüben im Stande sind. Namentlich solche, mit denen sie vor ihrer Abtrennung bereits beschäftigt waren, scheinen sie nachher fortsetzen zu können. Der Einfluss des Kernes braucht also jedenfalls für solche Funktionen kein konti-

---

[1]) **Darwin**, Variations II S. 368.

nuirlicher zu sein; hat er einmal stattgefunden, so kann die Arbeit nachher auch ohne seine Mitwirkung fortdauern.

Offenbar ist die einfachste Erklärung unsere Annahme, dass Kern und Cytoplasma beide aus denselben Pangenen aufgebaut sind. Nur dass im Kerne alle Arten von Pangenen der betreffenden Spezies liegen, im übrigen Protoplasma in jeder Zelle aber wesentlich nur diejenigen, welche in ihr in Thätigkeit gelangen sollen. Im Kerne sind die meisten inaktiv, d. h. sie haben sich nur zu vermehren. Selbstverständlich muss es daneben im Kerne auch aktive Pangene geben, z. B. jene, welche den verwickelten Prozess der Kerntheilung besorgen; dieses ändert an der Hauptsache aber nichts. In den Organen des Protoplasten können die Pangene ihre Vermehrung fortsetzen, und allem Anscheine nach fangen sie hier wohl stets mit einer verhältnissmässig starken Vermehrung an. Dabei können sie hier kürzere oder längere Zeit inaktiv bleiben, oder auch abwechselnd aktiv und inaktiv sein. Manche werden gleich nach ihrer Ankunft, andere später, einige unabhängig von äusseren Umständen, wieder andere erst in Reaktion auf bestimmte Reize die ihr eigene Thätigkeit anfangen.

Die äusserst merkwürdigen Vorgänge, welche sich bei der Kerntheilung im Innern der Kerne abspielen, sind mit der Annahme der Pangene in vollem Einklang. Die meisten Forscher betrachten den chromatischen Faden als den morphologischen Ort, wo die erblichen Anlagen aufbewahrt werden. Dieser Faden würde somit aus den zu kleineren und grösseren Gruppen vereinten Pangenen bestehen, und er zeigt, bei grösster Dicke, deutlich einen Bau aus besonderen, aneinander gereihten Theilen. Wir können uns ganz an die Meinung von **Roux** anschliessen, wo er in der Längsspaltung der Kernschleifen den sichtbaren Theil der

Trennung der mütterlichen Anlagen in zwei für die beiden Tochterzellen bestimmte Hälften erblickt[1]. Diese Auffassung ist in vollster Uebereinstimmung mit der Pangenesis.

§ 4. Ueber den Transport der Pangene.

Unsere Hypothese, dass das ganze Protoplasma aus Pangenen bestehe, leitete uns zu der Folgerung, dass alle Arten von Pangenen im Kern vertreten sind. Hier sind die meisten unter ihnen inaktiv, während sie später im übrigen Protoplasma aktiv werden können. Daraus folgte, dass von Zeit zu Zeit aus dem Kerne Pangene nach den übrigen Organen des Protoplasten transportirt werden müssen.

Es ist mir völlig klar, dass diese Folgerung bei den meisten Lesern die Hauptschwierigkeit gegen meine Ansicht bilden wird. Die Pangene sind unsichtbar, ihr Transport entzieht sich also der Beobachtung. Die im vorigen Abschnitt besprochenen Versuche von **Nussbaum, Gruber** und **Klebs** beweisen zwar, dass, wenn die Gelegenheit zum Transporte abgeschnitten ist, die Funktionen des Protoplasten in hohem Maasse beschränkt werden, aber es sind hier ja vielleicht noch so viele andere Wirkungen im Spiele. Ich möchte deshalb hier hervorheben, dass man bei Verwerfung meiner Hypothese nicht zu einer befriedigenden Ansicht über die Beziehung zwischen Zellkern und Cytoplasma gelangt.

Verwirft man meine Hypothese, und folgt man also der herrschenden Vorstellung über den Gegensatz zwischen Kern und Cytoplasma, so kann man sich die Wir-

[1]) **Roux**, Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883.

kung des Kernes entweder dynamisch oder enzymatisch denken.

Strasburger vertritt die erstere Ansicht. Die Wechselwirkung zwischen dem Zellkern und dem Cytoplasma ist, nach ihm, eine dynamische, d. h. sie findet ohne Stoffwanderung statt [1]). Denn eine Abgabe sichtbarer Theilchen hat dieser Forscher bei seinen ausgedehnten Studien nie beobachten können. „Vom Zellkern aus pflanzen sich auf das umgebende Cytoplasma molekulare Erregungen fort, welche einerseits die Vorgänge des Stoffwechsels in der Zelle beherrschen, andererseits dem durch die Ernährung bedingten Wachsthum des Cytoplasma einen bestimmten der Spezies eigenen Charakter geben.“ So lange es sich nur um eine allgemeine Einsicht handelt, reicht diese Annahme wohl aus, sobald man aber seine Aufmerksamkeit auf einzelne Prozesse lenkt, stösst man auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Die morphologischen Vorgänge sind allerdings noch bei weitem nicht hinreichend analysirt, um ein tiefes Eindringen zu gestatten, dafür kann man sich aber an die viel einfacheren chemischen Prozesse wenden.

Wählen wir ein Beispiel. Es ist eine erbliche Eigenschaft von weitaus den meisten Pflanzen, Aepfelsäure behufs der Erhaltung ihres Turgors zu bilden und in ihrem Zellsaft, meist in Verbindung mit anorganischen Basen, anzuhäufen. Die Abscheidung dieser Säure im Innern der Zelle können wir uns nicht anders als an bestimmte Theilchen gebunden denken, denen dieses Vermögen kraft ihrer molekularen Konstitution zukommt, und welche wohl am nächsten mit Enzymen verglichen werden können.

---

[1]) **E. Strasburger**, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen 1884 S. 111. Vergl. auch **A. Weismann**, Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung 1885 S. 28.



Es hat nun keine Schwierigkeit anzunehmen, dass diese Theilchen nur dann in Thätigkeit gerathen, wenn sie dazu durch molekulare Erregungen vom Zellkern aus veranlasst werden, und ich zweifle nicht, dass solche Korrelationen häufig vorkommen. Aber die Schwierigkeit liegt in der Frage, woher bekommt das Cytoplasma diese Theilchen. Denn offenbar kann die Fähigkeit, Aepfelsäure zu bilden, nicht jedem beliebigen Substrate durch jene Erregungen mitgetheilt werden. Solche Erregungen können nur auslösen, und ausgelöst kann nur das werden, was potentiell bereits vorhanden war. Woher stammen also die Aepfelsäurebildner des Cytoplasma?

Diese Frage wird von der dynamischen Theorie nicht beantwortet. Aber die Bastarde lehren uns, wie bereits früher betont wurde, dass ähnliche Eigenschaften vom Vater geerbt, und also im latenten Zustand im Spermakerne übergeführt werden können. Die Aepfelsäurebildner müssen also auch selbst aus den Kernen stammen. Sie sind nur die aktiven Zustände der im Kerne inaktiven Aepfelsäurepangene. Und dasselbe muss offenbar in gleicher Weise von den übrigen erblichen Anlagen gelten.

Wir gelangen also auch auf diesem Wege zu der bereits früher gemachten Annahme, dass die Pangene des Cytoplasma aus den Kernen stammen.

Auf die Möglichkeit einer enzymatischen Wirkung des Zellkernes auf das Cytoplasma hat **Haberlandt** hingewiesen. Die Bedeutung der eigenthümlichen, von diesem Forscher beobachteten Lagen des Zellkernes in der Nähe des Ortes kräftigster Thätigkeit in der Zelle bleibt nach ihm dieselbe, „wenn jene Wirkung keine dynamische, sondern eine stoffliche sein sollte, wenn also eine Diffusion bestimmter chemischer Verbindungen, die der Zellkern ausschiede, durch

das Plasma zur Wachsthumsstätte hin stattfinden würde: die Wirksamkeit dieser Stoffe wäre zweifellos vom Konzentrationsgrade ihrer Lösung abhängig, so zwar, dass erst bei einer bestimmten Konzentration das Cytoplasma darauf reagiren würde“ [1]).

Aber um auf die vom Kerne ausgeschiedenen Stoffe in bestimmter Weise reagiren zu können, muss das Cytoplasma bereits die entsprechenden Eigenschaften besitzen. Auf eine Ausscheidung von Diastase reagirt die Stärke, aber nicht jedes beliebige Substrat. Auch die Annahme enzymatischer Wirkungen fordert das Vorhandensein erblicher, vom Kerne bezogener Eigenschaften im Cytoplasma.

Mag also die Annahme einer Abgabe von Pangenen seitens des Kernes an das Cytoplasma auf den ersten Blick auch noch so fremdartig scheinen, dennoch gelangt man auf den verschiedensten Wegen zu der Erkennung ihrer Berechtigung.

Eine wichtige Frage ist die nach dem Zeitpunkte, in welchem dieser Transport hauptsächlich stattfindet. Eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Formen der Variabilität wird hoffentlich einmal das erforderliche Material zur Beantwortung geben, einstweilen aber dürfen wir es als wahrscheinlich betrachten, dass sowohl kurze Zeit nach der Befruchtung, als auch während oder nach jeder Zelltheilung ein solcher Transport stattfindet. Für das erstere sprechen die Bastarde und jene Variationen, welche die sämmtlichen Glieder einer Pflanze in gleicher Weise affiziren. Für das andere die früher besprochenen Erscheinungen der Dichogenie, wo während der frühesten Jugend eines Organes dessen spätere Natur durch äussere

---

[1]) **G. Haberlandt**, Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes 1887 S. 14 Note.

Einflüsse bestimmt werden kann. Wenn zum Beispiel die Endknospe eines Rhizoms vorzeitig zum aufrechtwachsenden Spross, oder die Anlage eines Niederblattes zum normalen Blatte wird, so dürfen wir annehmen, dass andere Pangene vom Kerne abgegeben werden, als ohne den künstlichen Eingriff der Fall gewesen wäre. Somit muss in jenem Jugendstadium die normale Abgabe noch nicht abgeschlossen sein. Wenn erwachsene Zellen zur Bildung von Callus oder Wundkork, oder wie bei Begonia zur Neubildung von ganzen Pflänzchen gereizt werden, werden auch wohl die dabei in Thätigkeit gerathenden Pangene erst aus ihrer Ruhestätte hervorgeholt werden müssen.

Der Transport der Pangene und ihre Beförderung an die richtigen Stellen fordert ganz besondere Einrichtungen, deren Existenz wohl mancher Leser es nicht wagen mag zu vermuthen. Aber wer hätte es vor einem Jahrzehnt gewagt, den merkwürdig komplizirten Bau des Zellkernes zu vermuthen? Wir müssen in unseren Hypothesen möglichst sparsam sein, dürfen uns andererseits aber nicht vor der Wahrnehmung verschliessen, dass die Forschung im Bau der Protoplaste, seit **Mohl**'s Zeiten, stets weitere Differenzirungen hat erkennen lassen, und dass wir wohl bei weitem nicht am Ende angelangt sein können.

Eine Einrichtung zum Zwecke dieses Transportes bilden meiner Ansicht nach die Strömungen im Protoplasma. Jedermann weiss, wie diese in jugendlichen Zellen hauptsächlich in vom Kerne ausstrahlenden Bahnen stattfinden, und neuere Forschungen haben gelehrt, wie sie die Stellen vorwiegender Thätigkeit gar oft direkt mit dem Kerne verbinden.

Vor wenigen Jahren war die Ueberzeugung, dass diese Strömchen eine ganz allgemeine Eigenthümlichkeit pflanz-

licher Zellen bilden, noch bei weitem nicht die herrschende. Man dachte sich die Erscheinung auf eine Reihe von Beispielen beschränkt. **Hanstein** hatte bereits darauf hingewiesen, wie wenig diese Ansicht berechtigt war [1]), und **Velten** hatte die Existenz vom Strömchen in allen von ihm darauf geprüften Pflanzen nachgewiesen [2]). In der Botan. Zeitung 1885 habe ich den Nachweis geliefert, dass mechanische Einrichtungen zum Transport der assimilirten Nährstoffe in den Pflanzen nicht ausreichen, und dass dieser unter den bis jetzt bekannten Prozessen nur von den Strömungen des Protoplasma besorgt werden kann [3]). Bei dieser Gelegenheit habe ich die Angabe von **Velten** ausführlich geprüft und das ganz allgemeine Vorkommen von Strömchen in kräftig lebenden Zellen bestätigt gefunden [4]).

Die mechanische Möglichkeit eines Transportes von Pangenen ist also für alle pflanzlichen Zellen hinreichend sichergestellt. Nur Eine Schwierigkeit war noch zu beseitigen. Nach dem Vorgange **Hofmeister**'s wurde allgemein angenommen, dass die Strömungen in den Zellen erst am Ende der meristematischen Periode anfangen, und dass das Körnerplasma bis dahin sich in Ruhe befindet. Und nun ist gerade die meristematische Periode jene, in welcher die Zellen nicht nur entstehen, sondern in der auch ihr späterer Charakter zum grössten Theile bestimmt wird. Gerade in diese Zeit müssen wir also den wichtigsten Theil des Transportes der Pangene verlegen.

Aber **Hofmeister**'s Ausspruch beruhte auf ungenügen-

---

1) **Hanstein**, Das Protoplasma 1880 S. 155.

2) **Velten**, Botan. Zeitung 1872 S. 645.

3) Bot. Zeitung 1885 S. 1.

4) Over het algemeen voorkomen van circulatie en rotatie in de weepelcellen der planten, Maandbl. v. Natuurw. 1884 Nr. 6. Vergl. ibid. 1886 Nr. 4 und Bot. Zeitung 1885 S. 17.

den Beobachtungen. Eine von **Went** nach den neueren Methoden vorgenommene Nachprüfung führte zu ganz anderem Resultat [1]). Allerdings sind die Bewegungen langsam, und bei einmaliger Besichtigung des Objekts nicht zu sehen. Setzt man aber die Wahrnehmung an demselben Objekt unter günstigen Lebensbedingungen stundenlang fort, so beobachtet man überall Verschiebungen, welche das Vorhandensein langsamer Strömungen ausser Zweifel setzen.

Der Annahme, dass der Transport der Pangene in Pflanzenzellen durch die Strömungen des Körnerplasma stattfindet, steht somit von dieser Seite keine Schwierigkeit im Wege. Auf thierphysiologischem Gebiete allerdings reicht unsere Kenntniss von den Strömungen des Protoplasma in dieser Hinsicht bei weitem noch nicht aus. Doch sind die Schwierigkeiten der Untersuchung hier wohl bedeutend grösser als im Pflanzenreich.

§ 5. Vergleichung mit Darwin's Transporthypothese.

Mancher Leser wird vielleicht eine grosse Uebereinstimmung erblicken zwischen der im vorigen Paragraphen gemachten Annahme eines Transportes von Pangenen aus dem Kerne nach den übrigen Organen der Protoplaste einerseits und **Darwin**'s Hypothese des Keimchentransportes andererseits. Diese Uebereinstimmung ist aber nur eine scheinbare, keine wesentliche. Im Grunde sind beide Hypothesen durchaus verschieden.

Darwin nahm einen Transport seiner Keimchen durch den ganzen Körper an; meine Ansicht fordert nur eine Bewegung im engen Bezirke einer einzelnen Zelle. Aber

[1]) F. Went, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIX S. 329.

nicht dieses ist der Hauptunterschied. In der Keimchenlehre können die von einer Zelle oder einem Gliede abgetrennten Theilchen sich wieder in neue Zellen, namentlich in die Keimzellen begeben, und diese somit mit neuen erblichen Anlagen beschenken. Letztere können dann nicht etwa nur in der betreffenden Keimzelle zur Entfaltung gelangen, sondern auch auf alle ihre Nachkommen übertragen werden. Dazu müssen sie aber, nach der jetzigen Lage der Zellenanatomie und der Befruchtungslehre, in die Kerne aufgenommen werden. Eine solche Annahme macht nun die Hypothese der intracellularen Pangenesis offenbar nicht, die einmal vom Kerne ausgegangenen Pangene brauchen nicht wieder in diesen aufgenommen werden zu können, weder in den Kern der selben, noch in denjenigen irgend einer anderen Zelle.

Allerdings kann man auf Grund unserer jetzigen anatomischen Kenntnisse die Möglichkeit eines Ueberganges von Pangenen von einer Zelle zur anderen nicht leugnen. Die Untersuchungen von **Tangl**, **Russow** und vielen anderen Forschern über die direkten Verbindungen der Protoplaste benachbarter Zellen durch die feinen Porenkanäle der Tüpfel weisen sogar den Weg, auf welchem ein solcher Uebergang eventuell stattfinden könnte. In den Milchsaftgefässen sind die Strömungen des Protoplasma ohne Zweifel nicht auf die einzelnen konstituirenden Zellen beschränkt, sondern der Strom geht ohne Rücksicht auf die früheren Zellengrenzen weiter. So namentlich die Massenbewegung nach Verletzungen, aber wohl auch die eigenen Bewegungen des Körnerplasma im normalen Zustande. Nehmen wir an, dass das ganze lebendige Protoplasma aus Pangenen besteht, so ist hier deren Uebergang von einer Zelle zur anderen nicht zu leugnen. Aber für die Erblichkeitslehre hat diese

Erscheinung offenbar keine Bedeutung. Aehnliche Betrachtungen liessen sich für andere Fälle von Zellfusionen oder Symplasten anstellen.

Aeusserst merkwürdig ist auch die von **Kolderup-Rosenvinge** entdeckte Entstehungsweise der sekundären Tüpfel der Florideen [1]). Die Rindenzellen, z. B. von Polysiphonia, theilen sich dabei mit vorangehender Kerntheilung in üblicher Weise. Aber der eine Theil umfasst nahezu den ganzen Protoplasten, der andere nur eine kleine Ecke an dessen Grunde. Die zwischen beiden Hälften entstehende Wand bildet einen primären Tüpfel. Darauf wird die Wand zwischen der abgetrennten Ecke und der unterliegenden Zelle aufgelöst, und die beiden jetzt in Berührung gelangenden Protoplaste verschmelzen. Die alte tüpfellose Querwand wird somit durch eine neue tüpfelhaltige ersetzt. Aber was für unsere Zwecke so merkwürdig ist, ist der Umstand, dass die unterliegende Zelle jetzt einen Kern aus ihrer oberen Nachbarin erhalten hat. Sie ist zweikernig, und wird später durch Kerntheilungen vielkernig. Für alle Diejenigen, welche den Kern als Träger der erblichen Anlagen betrachten, findet hier eine Uebertragung der letzeren von einer Zelle zur anderen statt. Aber offenbar wieder ohne Bedeutung für die Erblichkeitslehre.

Die Möglichkeit eines Ueberganges von stofflichen Trägern erblicher Anlagen von einer Zelle zur anderen lässt sich also nicht leugnen. Weitere Untersuchungen werden ohne Zweifel noch andere, in derselben Richtung verwertbare Thatsachen zu Tage fördern. Und dass sich in den

---

[1]) L. **Kolderup-Rosenvinge**, Sur la formation des pores secondaires chez les Polysiphonia. Botanisk Tidsskrift 17. Bind, 1. Haefte 1888.

Pflanzen auf ähnlichen Wegen hier und dort Vorgänge abspielen, welche mit der Erblichkeit in direkter Beziehung stehen, lässt sich natürlich a priori nicht verneinen.

Eine ganz andere Frage ist aber die, ob ein solcher Uebergang allgemein vorkommt und bei der Uebertragung erblicher Anlagen überall im Pflanzen- und Thierreich eine wichtige Rolle spielt.

Diese Frage zu beantworten, dazu reichen anatomische Thatsachen nicht hin. Aus ihnen lässt sich nur die Möglichkeit der Uebertragung ableiten, oder richtiger der Schluss, dass unsere jetzigen Kenntnisse uns noch keine Gründe aufweisen, welche jenen Transport unmöglich machen sollten. Doch können solche ja vielleicht später noch entdeckt werden. Aus der Möglichkeit auf das thatsächliche Stattfinden eines allgemeinen intercellularen Transportes von Trägern erblicher Anlagen zu schliessen, wird aber wohl Niemand für erlaubt achten.

Die Beantwortung der aufgeworfenen Frage muss also auf ganz anderem Gebiete versucht werden. Die Lehre von der Erblichkeit muss uns sagen, ob es Thatsachen giebt, zu deren Erklärung die Annahme eines intercellularen Transportes unerlässlich ist.

Meiner Ansicht nach ist nun solches nicht der Fall, wie ich bereits in der Einleitung hervorgehoben habe. Ich habe dort auf **Weismann**'s Schriften verwiesen, welche den ausführlichen Nachweis enthalten, dass alle Beobachtungen, welche eine solche Annahme bis jetzt zu fordern schienen, in Wirklichkeit ebenso gut und meist besser ohne sie erklärt werden können.

Es ist namentlich die angebliche Erblichkeit der sogenannten erworbenen Eigenschaften, welche hier zu erwähnen ist. Bereits an anderer Stelle habe ich darauf

aufmerksam gemacht, dass es sich hier in vielen Fällen nur um Missverständnisse handelt[1]). Beschränkt man die Bedeutung jenes Ausdruckes auf die Variationen, welche auf somatischen Bahnen entstanden sind, und fragt man, ob diese auf die Keimbahnen des Organismus übertragen werden können, so hat die Frage einen klaren Sinn. Dann aber kann man sie mit **Weismann** ruhig mit nein beantworten. Nennt man aber auch solche Eigenschaften erworben, welche auf den Keimbahnen entstanden sein können, so hat die Frage für das uns hier beschäftigende Problem keine Bedeutung mehr[2]).

Auf botanischem Gebiete werden die Propfhybride und die Xenien als Argumente für eine intercellulare Uebertragung erblicher Anlagen angeführt. Beide Gruppen von Erscheinungen bedürfen aber sehr einer kritischen Prüfung, bevor man sie zuverlässig in dieser Richtung verwenden kann. Die Uebertragung der erblichen Eigenschaften des Edelreisses auf seine Unterlage[3]) ist, nach meiner Ansicht, in keinem Falle wissenschaftlich bewiesen worden, und wird dieses auch nicht werden, bis nicht neue Versuche angestellt sind, in denen die eigenen Variationen der Unterlage gründlich studirt und genau bekannt sind. Denn so lange ist die Vermuthung nicht ausgeschlossen, dass diese

---

[1]) Over steriele Mais-planten. Jaarboek v. h. Vlaamsch kruidk. Genootschap, Bd. I. Gent, 1889.

[2]) Der Begriff der Keimbahnen und somatischen Bahnen in dem im ersten Abschnitt dieses zweiten Theiles entwickelten Sinne dürfte grade hier zur Klärung des gegenseitigen Verständnisses sehr zu empfehlen sein. So z. B. in Bezug auf **Eimer**'s Erörterungen in dessen Werk: Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften, Theil I, 1888.

[3]) Vergl. die kritische Zusammenstellung des einschlägigen Beobachtungsmateriales von **H. Lindemuth**, Vegetative Bastarderzeugung durch Impfung. Landw. Jahrb. 1878 Heft 6.

eigene Variabilität der Unterlage den wichtigsten Faktor in den beobachteten Erscheinungen abgiebt.

Die Fälle, wo der Blüthenstaub ausserhalb der befruchteten Eizelle und des aus ihr hervorgehenden Embryos auf die Gewebe der mütterlichen Frucht erbliche Eigenschaften übertragen haben soll, sind von **Focke** unter dem Namen von Xenien ausführlich zusammengestellt worden [1]. Seine Uebersicht zeigt aber klar, dass man es hier mit Ausnahmefällen zu thun hat, welche wohl nie gründlich untersucht und hinreichend kontrolirt worden sind. Ohne eine auf kritischer Nachprüfung beruhende Kontrole darf man aber diesen Angaben meiner Ansicht nach nicht jene weittragende Bedeutung beilegen, welche sie zu Stützen für eine Annahme einer thatsächlichen intercellularen Uebertragung von erblichen Eigenschaften machen würde.

Die bis jetzt bekannten Thatsachen der Erblichkeit erfordern somit, meiner Auffassung nach, die Annahme eines intercellularen Transportes von Pangenen nicht. Die einmal vom Kerne ausgegangenen Pangene brauchen nicht wieder in diesen, noch auch in irgend einen anderen Kern eindringen zu können. Der Stammbaum der Pangene liegt in den Kernen, seine protoplasmatischen Seitenzweige endigen alle, wenn auch oft nach zahlreichen Zelltheilungen, blind.

Das Austreten der Pangene aus den Kernen ergiebt sich aus meiner Ansicht, in Verbindung mit unseren jetzigen Kenntnissen über die physiologische Bedeutung der Kerne, als eine nothwendige Folgerung. Ein Eindringen der ausgewanderten Pangene oder ihrer Nachkommen in andere Kerne brauche ich nicht anzunehmen. Und diese Hypothese wäre unerlässlich, wenn man Darwin's Keimchen-

[1] **Focke**, Die Pflanzenmischlinge 1881, S. 510–518.

transport mit den Ergebnissen der neueren Zellenforschung in Verbindung bringen wollte. Man würde in diesem Falle somit zu einer neuen Hülfshypothese greifen müssen, um Thatsachen zu erklären, welche nach den obigen Erörterungen eine solche Erklärung gar nicht fordern.

Fassen wir den Unterschied der beiden Transporthypothesen zusammen. Die Pangene der intracellularen Pangenesis brauchen, einmal aus den Kernen ausgetreten, nie wieder in Kerne zurückkehren zu können. Für die Keimchen der **Darwin**'schen Transporthypothese ist dieses Vermögen aber die wesentlichste Bedingung, denn ohne dieses können die erblichen Anlagen, deren Träger sie sind, sich in den Nachkommen der betreffenden Keimzellen nie zu sichtbaren Eigenschaften entwickeln.

§ 6. Ueber die Vermehrung der Pangene.

Aus der Hypothese, dass die ganze lebendige Substanz einer Zelle aus Pangenen aufgebaut sei, ergiebt sich von selbst, dass in jedem Protoplasten von jeder Art Pangene deren zahlreiche vorhanden sein müssen. Auch hat die relative Anzahl, in der sich die Träger der einzelnen erblichen Anlagen befinden, eine sehr grosse Bedeutung. Im Cytoplasma entscheidet diese über die Funktion der einzelnen Organe, im Kerne über die Kraft der Vererbung. Wenn eine neue Eigenschaft im Kerne erst durch wenige (unter sich gleichartige) Pangene vertreten ist, so ist die Aussicht auf das Sichtbarwerden dieser Eigenschaft offenbar gering. Je grösser aber die Anzahl jener Pangene im Verhältniss zu den übrigen wird, desto mehr wird die Eigenschaft hervortreten. Ich habe aus Samen eines tordirten Exemplares von *Dipsacus sylvestris* über 1600 Pflanzen

gezogen, von denen nur zwei wiederum die Zwangsdrehung des Stammes zeigten. Die diese Drehung bedingenden Pangene mussten somit relativ so wenig zahlreich sein, dass ihre Aussicht aktiv zu werden höchstens etwa Ein pro mille betrug. In anderen jungen Varietäten verhält sich dieses günstiger, und bei richtiger Auswahl nimmt jene Aussicht bekanntlich im Laufe von einigen Generationen ganz bedeutend zu. Die einfachste Erklärung ist offenbar die, dass durch Züchtung derjenigen Exemplare in denen die Eigenschaft durch die meisten (unter sich gleichartigen) Pangene vertreten ist, die relative Anzahl dieser allmählig grösser werden wird.

Schon wiederholt habe ich betont, dass nach meiner Hypothese die Pangene sich sowohl im Kerne als auch im Cytoplasma vermehren müssen. Diese Vermehrung ist gleicher Ordnung, wie die Vermehrung der Zellen und der Organismen selbst. Wenn ein grosser Baum alljährlich Tausende von Samen trägt, so müssen sich die Pangene der Eizelle, aus welcher der Baum entstanden ist, in unglaublicher Menge vermehrt haben. Und dasselbe lehrt uns die enorme Zahl der Eier, welche ein einzelner Bandwurm hervorbringen kann. Solchen Erscheinungen gegenüber ist die Vermehrung der Pangene im Cytoplasma einer einzelnen Zelle nur geringfügig.

Die Abgabe der Pangene seitens des Kernes muss selbstverständlich stets derart geschehen, dass alle Arten von Pangenen im Kerne vertreten bleiben. Stets darf nur eine verhältnissmässig kleine Zahl von gleichartigen Pangenen den Kern verlassen. Die Theilung der Zellkerne muss dagegen so stattfinden, dass alle Arten von Pangenen gleichmässig über die beiden Tochterzellen ver-

theilt werden. Nur bei gewissen somatarchen Zelltheilungen [1]) wird von dieser Gleichmässigkeit abgewichen.

Die beiden Arten der Variabilität, welche **Darwin** auf Grund der Pangenesis unterscheidet, sind selbstverständlich auch aus der hier gegebenen Vorstellung abzuleiten [2]). Die fluktuirende Variabilität beruht einfach auf dem wechselnden numerischen Verhältniss der einzelnen Arten von Pangenen, welches Verhältniss ja durch deren Vermehrung und unter dem Einflusse der äusseren Umstände, am raschesten aber durch Zuchtwahl, verändert werden kann. Die „artenbildende" Variabilität, dieser Prozess, durch welchen die Differenzirung der Lebewesen in ihren grossen Zügen zustande gekommen ist, muss aber im Wesentlichen darauf zurückgeführt werden, dass die Pangene bei ihrer Theilung zwar in der Regel zwei dem ursprünglichen gleiche neue Pangene hervorbringen, dass aber ausnahmsweise diese neuen Pangene ungleich ausfallen können. Beide Formen werden sich dann vermehren, und die neue wird danach streben, einen Einfluss auf die sichtbaren Eigenschaften des Organismus auszuüben.

Hiermit ist im Einklang, dass wir uns die höheren Organismen als aus einer grösseren Zahl von unter sich ungleichartigen Pangenen zusammengesetzt denken müssen als die niederen.

---

[1]) Vergl. S. 100 und 105.
[2]) Vergl. S. 73.

Zweites Kapitel.
Zusammenfassung.

§ 7. Zusammenfassung der Hypothese der intracellularen Pangenesis.

Pangenesis nenne ich, abgetrennt von der Hypothese des Keimchentransportes durch den ganzen Körper, die Ansicht **Darwin**'s, dass die einzelnen erblichen Anlagen in der lebenden Substanz der Zellen an einzelne stoffliche Träger gebunden sind. Diese Träger nenne ich Pangene; jede erbliche Eigenschaft, sie mag bei noch so zahlreichen Spezies zurückgefunden werden, hat ihre besondere Art von Pangenen. In jedem Organismus sind viele solche Arten von Pangenen zusammengelagert, und zwar um so zahlreichere, je höher die Differenzirung gestiegen ist.

Intracellulare Pangenesis nenne ich die Hypothese, dass das ganze lebendige Protoplasma aus Pangenen aufgebaut ist. Im Kerne sind alle Arten von Pangenen des betreffenden Individuums vertreten; das übrige Protoplasma enthält in jeder Zelle im Wesentlichen nur die, welche in ihr zur Thätigkeit gelangen sollen. Diese Hypothese führt zu den nachstehenden Folgerungen. Mit Ausnahme derjenigen Sorten von Pangenen, welche bereits im Kerne thätig werden, wie z. B. die die Kerntheilung beherrschenden, müssen alle andere aus dem Kerne austreten, um aktiv werden zu können. Die meisten Pangene einer jeden Sorte bleiben aber in den Kernen, sie vermehren sich hier theils zum Zwecke der Kerntheilung, theils behufs jener Abgabe an das Protoplasma. Diese Abgabe betrifft jedesmal nur die Arten von Pangenen, welche in Funktion treten müssen. Diese können dabei von den Strömchen des Protoplasma transportirt und in die betreffenden Or-

gane des Protoplasten geführt werden. Hier vereinigen sie sich mit den bereits vorhandenen Pangenen, vermehren sich und fangen ihre Thätigkeit an. Das ganze Protoplasma besteht aus solchen zu verschiedenen Zeiten aus dem Kerne bezogenen Pangenen und deren Nachkommen. Eine andere lebendige Grundlage giebt es in ihm nicht.

Die im vorigen Kapitel gegebene Ausführung dieser Hypothese ist nur eine Schilderung, deren Zweck es war, den Hauptgedanken verständlich zu machen. Diesen letzteren halte ich für völlig berechtigt, er ist derzeit die einfachste Form, in welcher die Pangenesis unseren jetzigen Kenntnissen vom Bau der Zelle Rechnung tragen kann. In der Ausführung aber bin ich mir wohl bewusst, nicht immer das Richtige getroffen haben zu können. Es kam mir auch nur darauf an zu zeigen, wie leicht die so sehr verkannte Pangenesis allen diesen nach ihrer Aufstellung entdeckten Thatsachen Rechnung trägt!

G. Pätz'sche Buchdr. (Lippert & Co.), Naumburg a/S.



